SHOUT
SHARE
IT

Zeitschrift
für
WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Ernst Ehlers
Professor an der Universität zu Göttingen

Einundneunzigster Band

Mit 29 Tafeln und 127 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1908

1796

Inhalt des einundneunzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 23. Juni 1908.

Seite

R. Demoll, Die Mundteile der solitären Apiden. (Mit Taf. I u. II und 11 Fig. im Text.) 1

P. Lo Giudice, Modificazioni negli organi di locomozione della Gyge branchialis indotte dal passaggio dalla vita libera alla vita parassitaria e viceversa. (Con la tavola III.) 52

M. Nowikoff, Über den Bau des Medianauges der Ostracoden. (Mit Taf. IV und einer Fig. im Text.) 81

Jur. Philiptschenko, Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. II. Über die Kopfdrüsen der Thysanuren. (Mit Taf. V u. VI und 2 Fig. im Text.) 93

Walter Döring, Über Bau und Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates bei myopsiden Cephalopoden. (Mit 59 Fig. im Text.) . . . 112

Zweites Heft.

Ausgegeben den 28. Juli 1908.

E. Martini, Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. III. (Mit Bemerkungen über determinierte Entwicklung.) (Mit 13 Fig. im Text.) 191

Wilhelm Wenke, Die Augen von Apus productus. (Mit Taf. VII und 13 Fig. im Text.) 236

Hans Heinrich Balß, Über die Entwicklung der Geschlechtsgänge bei Cestoden, nebst Bemerkungen zur Ectodermfrage. (Mit Taf. VIII, IX und 1 Fig. im Text.) 266

Johann Hammerschmidt, Über den feineren Bau und die Entwicklung der Spermien von Planaria lactea O. F. Müller. (Mit Taf. X.) . . . 297

August Reichensperger, Die Drüsengebilde der Ophiuren. (Mit Taf. XI, XII, und 5 Fig. im Text.) 304

Drittes Heft.

Ausgegeben den 22. September 1908.

Seite

Keji Okajima, Die Osteologie des Onychodactylus japonicus. (Mit Taf. XIII u. 4 Fig. im Text.) 351

H. Jacobfeuerborn, Die embryonale Ausbildung der Körperform des Igels (Erinaceus europaeus L.) mit Berücksichtigung der Entwicklung der wichtigeren inneren Organe. (Mit Taf. XIV—XVI u. 1 Fig. im Text.) 382

E. Ballowitz, Die kopflosen Spermien der Cirripedien (Balanus). (Mit Taf. XVII.) 421

Karl Hendricks, Zur Kenntnis des gröberen und feineren Baues des Reusenapparates an den Kiemenbögen von Selache maxima Cuvier. (Mit Taf. XVIII, XIX u. 5 Fig. im Text.) 427

Viertes Heft.

Ausgegeben den 27. Oktober 1908.

P. Ivanov, Die Regeneration des vorderen und des hinteren Körperendes bei Spirographis spallanzanii Viv. (Mit Taf. XX—XXII u. 2 Fig. im Text.) 511

K. Derjugin, Die Entwicklung der Brustflossen und des Schultergürtels bei Exocoetus volitans. (Mit Taf. XXIII—XXVI.) 559

H. Rühlemann, Über die Fächerorgane, sog. Malleoli oder Raquettes coxales, des vierten Beinpaares der Solpugiden. (Mit Taf. XXVII, XXVIII u. 8 Fig. im Text.) 599

Victor Widakowich, Wie gelangt das Ei der Plagiostomen in den Eileiter? Ein Beitrag zur Kenntnis des Venensystems von Scyllium canicula. (Mit Taf. XXIX u. 2 Fig. im Text.) 640

A. S. Dogiel, Einige Worte aus Anlaß des »Nachtrag bei der Korrektur« zur Arbeit von R. Goldschmidt »Das Nervensystem von Ascaris lumbricoides und megalocephala«. 659

Die Mundteile der solitären Apiden.

Von

R. Demoll.

(Aus dem zoologischen Institut zu Freiburg. i. Br.)

Mit Tafel I und II und 11 Figuren im Text.

Im Jahre 1886 gab P. F. BREITHAUPT in einer klassisch zu nennenden Arbeit eine genaue Beschreibung der Anatomie der Bienenzunge, wobei auch ihre Funktion eine eingehende Besprechung fand. Da jedoch in dieser Abhandlung lediglich die Mundteile von *Apis mellifica* und von *Bombus* berücksichtigt wurden, so schien eine vergleichend-anatomische Darstellung, die sich auf die der solitären Apiden erstreckt, um so wünschenswerter, als hierdurch nicht nur neue phylogenetische Gesichtspunkte für diesen Organkomplex gewonnen werden konnten, sondern auch die hier zu beobachtende, allmählich sich steigernde Anpassung an die Blumenausbeute hohes biologisches Interesse bot.

Nachdem SPRENGEL Ende des 18. Jahrhunderts zum erstenmal auf die nahen biologischen Beziehungen, die zwischen Blumen und Insekten bestehen, hingewiesen hatte und im Anfang des folgenden Jahrhunderts SAVIGNY den Nachweis eines gemeinsamen Bauplanes für alle, teilweise so sehr verschiedene Insektenmundwerkzeuge erbracht hatte, war das Interesse geweckt, das man von nun an sowohl von biologischer als auch von anatomischer Seite diesem Organkomplex in reichlichem Maße entgegen brachte. Weitere Fortschritte in dieser Hinsicht knüpfen sich an die Namen KIRBY, SPENCE, BURMEISTER, DUFOUR, BRULLÉ, TASCHENBERG u. a. SCHAUM gab in einer kurzen Abhandlung interessante Daten über die Paraglossen; während WOLFF zum erstenmal sich eingehender mit den Mundteilen der Hymenopteren, speziell von *Apis mellifica*, beschäftigte. Jedoch so brauchbar auch seine Abbildungen teilweise sind, der Text seiner Arbeit ist so wertlos, daß neuere Untersucher WOLFF ganz übergehen zu dürfen glaubten. An biologischen Arbeiten jener Zeit verdienen besonders hervorgehoben zu werden die Beobachtungen DARWINS, die er in seinen Arbeiten über die Bedeutung der Kreuzbefruchtung der Pflanzen niederlegte, und die Schriften von H. MÜLLER, die das Resultat langjähriger, mit großer Liebe und Hingabe gemachter Studien darstellen. SCHMIEDEKNECHT stellte in einer umfangreichen Arbeit die Systematik TASCHENBERGS auf eine breitere Basis, ein Werk, das in neuerer Zeit durch FRIESE wertvolle Eweiterungen erfuhr. Die morphologischen und histologischen Kenntnisse wurden durch eine sorgfältige Arbeit von SCHIEMENZ hinsichtlich des Speichelapparates und durch eine Untersuchung von BRIANT hinsichtlich des Baues der Mundteile bereichert, doch vermochte der Letztgenannte die von WOLFF gelassene Lücke nicht auszufüllen. Weiter erschien eine Arbeit von WILL über das Geschmacksorgan der Insekten, wobei auch *Apis mellifica* Berücksichtigung fand. Eine durchgreifende Behandlung erfuhren die anatomischen Verhältnisse der Apiden-Mundteile jedoch erst von BREITHAUPT, auf den ich im Verlauf meiner Arbeit des öfteren zurückkommen werde. Was die Biologie der Apiden betrifft, so verdanken wir FABRE, FRIESE, v. BUTTEL-REEPEN, VERHOEFF u. a. viele interessante Beobachtungen. An Sammelwerken sind endlich noch zu nennen »Die Insekten« von V. GRABER, »Insekten« von KOLBE, »Text-Book of Entomology« von PACKARD und das umfangreiche »Handbuch der Blütenbiologie« von KNUTH.

Material und Untersuchungsmethoden.

Zur Untersuchung diente mir Spiritusmaterial, das Herr Geheimer Rat Prof. Dr. WEISMANN mir in liebenswürdigster Weise zur Verfügung stellte. Meist ließ ich die herauspräparierten Mundteile längere Zeit in Cedernholzöl liegen, wodurch sie durchsichtiger wurden und auch eine für nachfolgende Präparationen meist günstigere Konsistenz erhielten. Quetschpräparate machte ich in seltensten Fällen, meist präparierte ich unter der Lupe, und wenn ich hierbei nicht zustande kam, bettete ich nach vorhergehender längerer Einwirkung von verdünntem Eau de Javelle in Paraffin oder Kollodium ein, um zu schneiden.

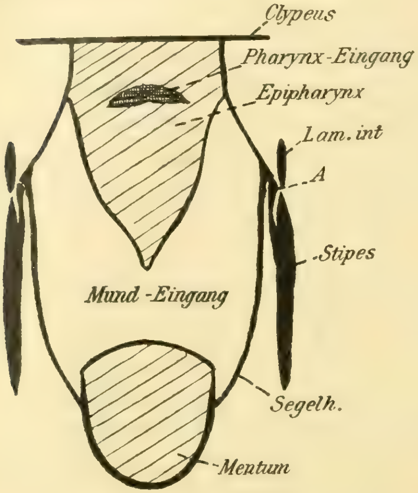
Anatomie der Bienenmundteile.

Wenn es mir auch nicht möglich ist, eine erschöpfende Darstellung der Mundteile auf wenige Seiten zusammengedrängt vorauszuschicken, so kann ich deshalb doch nicht ganz darauf verzichten, einmal, um Ergänzungen und eventuelle Berichtigungen der Arbeit BREITHAUPTS im Zusammenhang vorführen zu können, und dann auch, weil ein Verständnis der vorliegenden Arbeit eine genaue anatomische Kenntnis fordert. Freilich muß ich dabei immer auf die Arbeit Breithaupts als auf eine detailliertere Ausführung verweisen.

Der Mundeingang wird von oben gedeckt von der beweglich am Clypeus inserierten Oberlippe (Labrum). Weiter nach innen, dem Pharynx zu, folgt dieser der Epipharynx, ein häutiges Organ mit zahlreichen Nervenendigungen, das von oben in die Mundhöhle herabhängt und den Eingang zum Pharynx verschließen kann. Zu beiden Seiten der Oberlippe sitzen die Mandibeln, die sich durch mächtige Muskulatur über ihr gegeneinander bewegen können. (In Fig. 2 ist die Oberlippe aus ihrer natürlichen Lage heraus nach oben gerissen, wodurch die Mandibeln unter dieselbe zu liegen kommen.) Die Mandibeln zeigen durchschnittlich bei den ♀♀ größere Dimensionen und größere Konstanz der Form als bei den ♂♂, wie sie denn auch meist nur von jenen, und zwar beim Nestbau verwendet werden. Ausnahmen kommen da vor, wo die ♂♂ sich ihrer zum Festhalten der ♀♀ bedienen (*Andrena*, *Halictus*, Fig. 23).

Seitlich und unten wird der Mundhöhleneingang von den Unterkiefern und der Unterlippe begrenzt. Ein vollständiger seitlicher Abschluß wird jedoch erst dadurch erreicht, daß diese Teile der sogenannten Kehlhaut, einer Hautduplikatur (*k*) an- und eingelagert sind (Fig. 2, 4, 35). Diese stellt man sich am besten als eine in der Medianlinie des Kopfes herabhängende, häutige Halbrinne vor, die in der Nähe der Mandibelbasis beginnt und kurz vor dem Hinterhauptloch ihren Abschluß findet. In ihr liegen zum Teil die Mundteile in einer Anordnung, wie sie beistehendes Schema zeigt (Textfig. 1). Die Abbildung stellt einen optischen Querschnitt der Mundhöhle dar. Der vordere **U**-förmig gebogene Umschlagsrand der Halbrinne erhält eine Aussteifung durch Chitinisierung, die mehr oder weniger scharf als Chitingräte gegen die Umgebung abgesetzt sein kann und median von der Unterlippe jederseits an der Innenseite der Unterkiefer vorbei bis zur Decke der Mundhöhle zieht, um am Clypeus zu inserieren (Textfig. 1 *Segelh.*). Diese Chitingräte, die mit dem Stipes des Unterkiefers gelenkig verbunden ist (Fig. 28 *A*), wurde von Wolff als Segelhalter bezeichnet. Außerdem kommen bei manchen Arten noch kleinere, weniger scharf abgesetzte Chitinspangen in der Kehlhaut vor, die dem Segelhalter parallel ziehen.

Zu diesen Chitinstäben kommen nun noch die bei vorgestreckter Zunge ebenfalls annähernd vertikal verlaufenden Cardines der Unterkiefer (Fig. 4 *c*). Sie liegen hinter den Segelhaltern so in der Kehlhaut eingebettet, daß ein Horizontalschnitt etwa ein Viereck ergeben würde, dessen Hinter- und Seitenwandungen von der Kehlhaut geschlossen werden, während die Vorderseite offen bleibt, und in dessen Ecken die Segelhalter und Cardines stehen. Die Letztgenannten enden nach unten in zwei ungleich langen Fortsätzen, die die gelenkige Verbindung mit dem Stipes und dem Submentum vermitteln. Der Stipes stellt meist eine länglichovale Platte dar, von deren Innenseite sich ein mehr oder weniger scharf ausgeprägter Gelenkhöcker *A* nach oben erhebt, an dem der Segelhalter articuliert (Fig. 28 und Textfig. 1). Die Muskeln, die an dem Stipes entspringen, dienen teils der Bewegung der Galea, teils der des Segelhalters; andre kommen vom Clypeus und inserieren am Stipes. Ferner ist bei den meisten Gattungen noch ein kleiner Muskel vorhanden, der von dem oberen Rande der Galea zu dem Taster herabzieht.



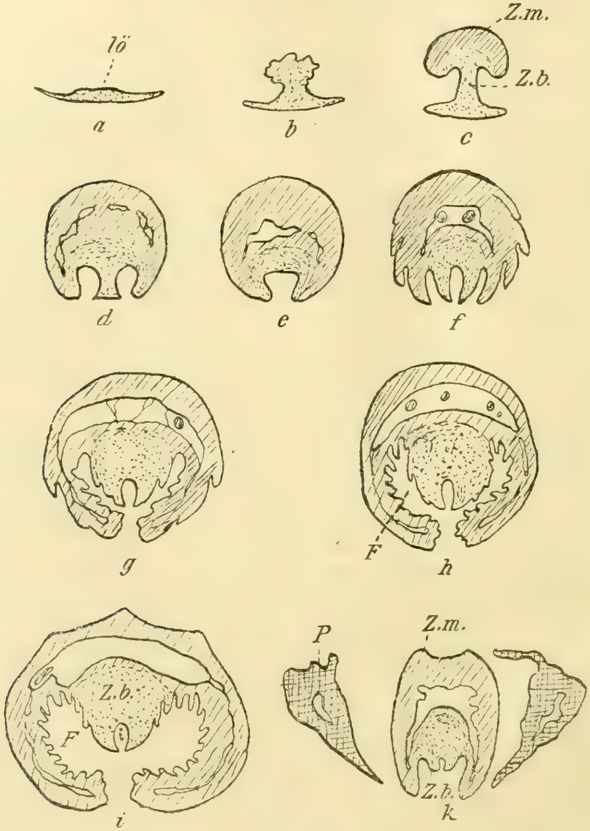
Textfig. 1.
Optischer Querschnitt durch den Mundeingang.

Nach vorn wird der Stipes von der in sehr verschiedenem Rückbildungsgrade auftretenden Lamina interna (*L.I*) und weiter von der Basis der Lamina externa oder Galea (*G*) überlagert. Die Lamina interna wurde schon von Brullé durch Untersuchungen an *Xylocopa* u. a. als solche erkannt. Später aber geriet diese Tatsache in Vergessenheit, und Wolff bezeichnet sie als »das eigentliche Segel«, das vor dem Segelhalter liegt, während Breithaupt die zu einer kleinen Schuppe rudimentierte Lamina int. von *Apis mellifica* überhaupt nicht erwähnt. Ein besonderes Interesse gewinnt dieses Gebilde jedoch dadurch, daß es einerseits bei niederen Formen schon stark rückgebildet ist und bei den höheren Formen der Beinsammler nur noch ein unscheinbares, mit Borsten besetztes Blättchen darstellt, anderseits aber bei *Osmia* und noch mehr bei *Chalicodoma* eine neue Funktion und neue Entfaltung aufweist (Fig. 28). Hier dient es nämlich dazu, im Verein mit der sehr langen Oberlippe die Mundhöhle nach vorn zu vergrößern, während, falls die hier wirklich segelartige Verbreiterung der Lamina int. wegfiele, durch die für den Schutz der Mundteile beim Bauen notwendig sehr lange Oberlippe seitliche Öffnungen der Mundhöhle beim Saugen entstehen müßten.

Die Galea zerfällt in zwei Flügel, einen stärker chitinisierten vertikalen, und einen velumartigen, horizontalen, der sich am oberen Rande des ersteren ansetzt. Ich bezeichne sie als Lamina vert. und hor. (*LH* und *LV*). Letztere liegt meist auf einer Borstenreihe wie auf einem Gerüstwerk auf (Fig. 7, 28). Legen sich die beiden Galeae zusammen, so entsteht eine nach unten offene Halbrinne, deren Dorsalwand durch die zarten übereinandergreifenden Lam. hor. gebildet wird. Nach hinten, wo diese allmählich sich verlieren, entsteht hierdurch eine dorsale Lücke, die von oben von der Oberlippe und dem Epipharynx geschlossen wird. Die Lam. vert. trägt an ihrem Unterrande eine Doppelreihe starrer Borsten (Fig. 28), während sich der Spitze zu die auf Papillen sitzenden Sinneshaare häufen. Zwischen Stipes und Galea schiebt sich noch, jenem an der Spitze aufsitzend, der Maxillartaster ein.

Ich habe nun noch zwei Gebilde zu erwähnen, die bisher kaum Beachtung fanden, und zwar deshalb, weil sie bei *Apis mellifica* nicht vorhanden sind. Es ist dies zunächst die Ausbildung einer scharfen Zahnreihe an dem vorderen, unteren Stipesrande. Die starke Ausbildung derselben bei den sehr langrüsseligen Beinsammlern *Anthophora* und *Eucera* (Fig. 4, 7) legt die Vermutung nahe, daß wir es hier mit einem Apparat zu tun haben, der der Reinigung der Zunge dient. Ein ähnliches, aber funktionell sehr verschiedenes Gebilde finden wir bei niederen Formen der Galeabasis aufsitzen. Es ist dies ein z. B. bei *Prosopis* im Verhältnis zur Größe der Mundteile ungeheuer stark entwickelter Chitinkamm (*Km*) (Fig. 12, 15, 19, 30, 34), der anscheinend den Zweck hat, Pollen zu sammeln. Was mich zu dieser Vermutung veranlaßt, ist die häufige Beobachtung von Pollenmassen in der von dem Kamm gebildeten Nische. Ferner das Vorkommen bei Formen, die infolge schwacher Körperbehaarung gezwungen sind den Pollen mit dem Munde zu sammeln. Zwar findet sich dieser Kamm auch noch bei *Panurgus*, doch ist er hier nur noch sehr schwach entwickelt (Fig. 12) und scheint in Rückbildung begriffen, während anderseits das Pollensammeln vermittels der Körperbehaarung bei *Panurgus* erst dadurch ausgiebig genug zu werden scheint, daß sich das Tierchen auf den Blüten geradezu herumwälzt. Bevor sich aber dieser Instinkt entwickelt hatte, war jedenfalls auch hier ein Sammeln mit dem Munde nötig. Ich möchte hier noch gleich anfügen, daß der Kamm als ein specifisch für die Brutpflege notwendiges Organ stets bei den ♀♀ größer gefunden wird, als bei den ♂♂.

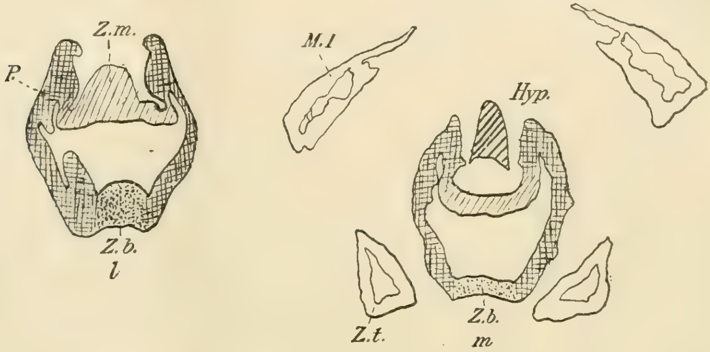
Die Beschreibung der Unterlippe oder der verschmolzenen zweiten Maxillen beginne ich mit dem Submentum. Breithaupt bezeichnet damit die dreieckige Platte, die sich mit ihrer Basis dem Hinterende des Mentum anlegt. Ferner erwähnt er noch eine rechtwinkelig gebogene Chitinspange, die diese Platte an ihrer nach hinten gerichteten Spitze umgreift. Eine Beachtung der niederen Formen lehrt nun, daß diese Isolierung in zwei Teile eine sekundäre Erwerbung ist, und daß beide Teile zusammen als die verschmolzenen Basalstücke der zweiten Maxillen aufzufassen sind. Eine Durchsicht der Figuren zeigt die allmähliche Herausbildung eines Submentum (S) von der Gestalt, wie wir sie bei *Anthophora*, *Osmia* usw. finden. Denkt man sich nun die seitlichen Spangen (Fig. 4), die die Verbindung mit den Cardines vermitteln, von dem Mittelstück isoliert, und dieses etwas verbreitert, so hat man das Submentum von *Apis mellifica*. Ähnliche Übergänge, die zur Zweiteilung

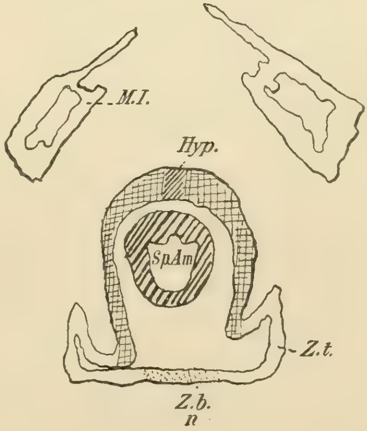


Textfig. 2.

Schematisierte Querschnitte durch die Zunge einer dem Ausschlüpfen nahen Königin von *Apis mell.*

führen, finden sich innerhalb der Gattung *Osmia*. Das Submentum liegt in der Kehlhaut am Boden der Halbrinne eingebettet und hat zwei Berührungspunkte mit harten Chitinteilen, nämlich mit dem Mentum und den Cardines. Daraus resultiert eine Bewegungsfähigkeit, die ich später im Zusammenhang besprechen werde.

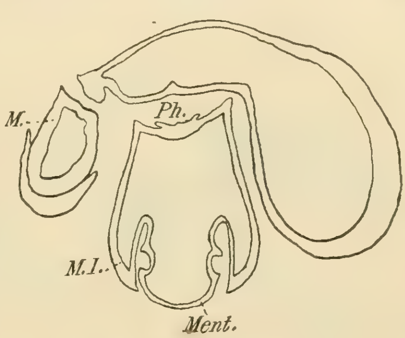




Textfig. 3 (vgl. Textfig. 2).

Die Unterlippe besteht aus dem Mentum, der Glossa, den Paraglossen und den Lippentastern. Die Gestalt der Glossa wird wohl am besten klar, wenn man die Ontogenese derselben berücksichtigt. Sie legt sich nämlich besonders in ihrem vorderen Teil als ein nahezu cylindrisches Rohr an, in dessen Innerem Tracheen und Nerven verlaufen. Auf der Unterseite macht sich auf Querschnitten eine mediane Verdickungsleiste bemerkbar. Indem sich diese nun in das Lumen des Rohres bis über die Mitte desselben nach oben hin vorstülpt, entstehen zunächst zwei ineinander gelegte Halbrinnen, und indem die beiden Ränder derselben weiterhin sich gegenseitig fast bis zur Berührung nähern, werden diese Halbrinnen zu nahezu vollständig geschlossenen Röhren (Textfig. 2). Hierdurch wird also ein Hohlraum, die Zungenfurche (*F*), gebildet, die nach unten durch einen schmalen Spalt mit der Außenwelt kommuniziert. Die Verdickungsleiste, die sich nun an der Dorsalwand der inneren Röhre befindet und die ich in ihrem ganzen Verlauf als Zungenbein (*Zb*) bezeichne (Breithaupt gebraucht diesen Ausdruck nur für den proximalen Teil), zeigt auf ihrer der Zungenfurche zugekehrten Seite eine Längsrinne (*i*), die durch nach vorn gerichtete, sich überkreuzende Borsten, die dem unteren Rande der Rinne aufsitzen, einen Abschluß gegen die Zungenfurche erfährt. Diese capillare Rinne ist phylogenetisch auf die paarige Entstehung des Zungenbeins zurückzuführen, das bei niederen Formen im Querschnitt etwa die Gestalt einer beiderseits abwärts gebogenen Hantel mit kurzem Verbindungsstück darstellt. Nach vorn endigt das Doppelrohr blind, während das Zungenbein, dieses überragend, sich zu dem sogenannten Löffelchen (*Lö*) verbreitert (Fig. 27). Die nach oben gekehrte konkave Fläche desselben steht vermittels zweier Öffnungen mit der Zungenfurche in Verbindung, wie zum erstenmal von Breithaupt klar bewiesen wurde. Wie dieser Übergang des Zungenbeins in die Fläche des Löffelchens stattfindet, wie zunächst in der Mitte der Zungenbeinrinne ein Zapfen nach unten hervorragt (Textfig. 2 *d*), der die Kanäle in zwei Teile teilt, wie dann dieser Zapfen sich ventral verbreitert, während das eigentliche Stammstück des Zungenbeins allmählich kleiner wird, um plötzlich ganz zu verschwinden (*c*, *b*, *a*), wird, hoffe ich, aus den beigegebenen Abbildungen klar, die einer lückenlosen Serie einer dem Ausschlüpfen nahen Königin von *Apis mellifica* entnommen sind. Bei vollständig ausgebildeten Mundteilen hat sich das Zungenbein von der inneren Röhre isoliert; es liegt der Zungenfurche zu und wird von der Innenröhre nur noch als von einer feinen Membran dorsalwärts umkleidet. Hierdurch erhält es nun, da es nur noch an der Spitze fest mit dem Zungenmantel verwachsen ist, freie Beweglichkeit, die bei der Funktion, wie ich später zeigen werde, eine wesentliche Rolle spielt. Daß es jedoch ontogenetisch aus einer medianen Verdickungsleiste der Innenröhre entsteht und kein dem Mantel fremdes Gebilde ist, das geht zweifellos aus der Tafelabbildung 1 hervor, wo man den kontinuierlichen Übergang der Seitenwandungen in die Verdickungsleiste deutlich beobachten kann.

Gegen die Basis der Zunge zu verschwindet die typische Doppelröhrenform, indem hier das Zungenbein nach unten heraustritt, so daß wir hier auch bei fertig entwickelten Mundteilen einen nahezu kreisförmigen Querschnitt mit der ventralen Verdickungslinie finden. Das Zungenbein läßt sich nun noch leicht weiter verfolgen bis zu dem Mentum, in dessen ventrale Wand es übergeht (Fig. 17), während die Zungenbasis eine Verstärkung in Form zweier **S**-förmiger Chitinhörner erfährt, die dorsal mit breiter Basis sich aneinander anlegen und mit ihrer ventral zeigenden Spitze die Zunge bisweilen (Osmien) um ein Bedeutendes überragen. Ich bezeichne sie als Zungengrundhörner (Fig. 17, 35 *Z.G*). — Bei den Bezeichnungen dorsal und ventral ist an eine horizontal vorgestreckte Zunge gedacht. — Diese zeigen nun eine feste, aber sehr biegungsfähige Verbindung mit dem Zungenbein, die durch zwei seitliche, in ihrer Form sehr verschiedene, stets aber glashelle Fortsätze desselben vermittelt wird (Fig. 17 und Textfig. 7 *V.H*). Breithaupt hat diese zwar beschrieben, ihre Funktion aber nicht erkannt, da er für diese Verbindung zwei proximal von diesen gelegene Hörner beansprucht. Diese jedoch kommen nur bei den höchstentwickelten Apiden vor; ihre Funktion besteht lediglich darin, die ausgestreckte Zunge in ihrer Lage festzuhalten, während beim Einschlagen die erstgenannten, stets vorhandenen Hörner allein Bedeutung haben. Vor den vorderen Zungenbeinhörnern inseriert ein paariger Muskel, der uns noch später beschäftigen wird.

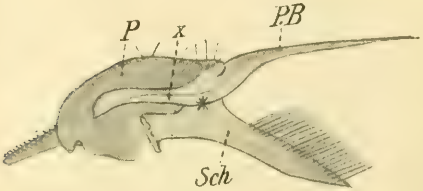


Textfig. 4 (vgl. Textfig. 2).

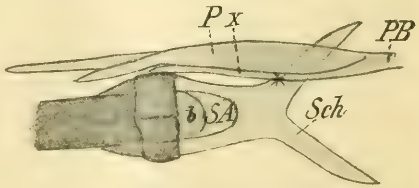
Der Zungenmantel ist dicht mit Haaren besetzt, die, in Quirlen angeordnet, eine Segmentierung hervorrufen. Die einzelnen Segmente sind gegeneinander verschiebbar, woraus die Fähigkeit, die Zunge zu verkürzen, resultiert, eine Tatsache, die Breithaupt ganz übersehen hat, und die ich später im Zusammenhang erörtern werde. Zu bemerken ist noch, daß die Glieder gegen die Basis zu kürzer werden, wie denn auch hier die Zunge beim Einschlagen besonders auf Biegung beansprucht wird. Eine sogenannte Futterrinne, d. h. eine rinnenartige Vertiefung auf dem Rücken der Zungenbasis, kommt mehr oder weniger ausgesprochen allen höher entwickelten Formen zu, kann also nichts mit dem gegenseitigen Füttern, wie es bei *Apis mellifica* häufig beobachtet wird, zu tun haben.

Das weitere Schicksal des Zungenmantels nach hinten, proximal von den Zungengrundhörnern festzustellen, gelang mir erst nach langem vergeblichen Bemühen. Meine Befunde bieten in dieser Hinsicht eine Bestätigung derjenigen Breithaupts, doch scheinen bei den von mir untersuchten Arten die Chitinverdickungen schärfer gegen die Umgebung abgesetzt, wodurch ein etwas anderes, vielleicht leichter verständliches

Bild entsteht. Einzelheiten erweisen sich auch bei *Apis* als umgebildet. Zunächst ist aus der Textfig. 2, *k* und 3, *l* ersichtlich, daß die Paraglossen (*P*) nach hinten in die dorsalen Partien der Seitenwand übergehen. An dieser Stelle ist eine Abgliederung derselben bemerkbar (Textfig. 5), so daß man die freien Paraglossen (*P*) von dem Basalstück derselben (*P.B*) unterscheiden kann. Die verdickten Ränder dieser beiden Stücke setzen sich nun gemeinsam in eine nach vorn verlaufende Spange (*x*) fort, die mit der gleich zu besprechenden Schere (*Sch*) bei * in feste Verbindung tritt, dann nach vorn zieht, um in der Höhe der Zungengrundhörner zu endigen. Es ist dies die auch von Breithaupt beschriebene Horizontalspange, die bei den Beinsammlern häufig stark chitinisiert ist und einerseits die ausgestreckte Zunge dadurch in ihrer Lage festhält, daß ihre Spitze in eine kleine Nische der Zungengrundhörner eingreift (Textfig. 6 und Fig. 32 *x*), anderseits aber durch ihre Verbindung mit der Schere die Paraglossen samt der Zunge in bezug auf den Einschlagmechanismus zu einer physiologischen Einheit erhebt. Was nun die Schere betrifft, so bietet sie von oben gesehen einen Anblick, wie ihn Textfig. 6 wiedergibt. (Die Paraglossen sind etwas zur Seite gedrängt, der Hypopharynx ist sorgfältig abpräpariert.) Sie bildet die Fortsetzung der Glossa nach hinten und umfaßt zunächst den Ausgang der Speichelampulle (*SA*), teilt sich hierauf in zwei Flügel, die sich nach abwärts senken und so die Speichelampulle seitlich umfassen (Textfig. 7, die Ampulle etwas zu weit ventral gezeichnet), und die je zwei kräftigen Muskeln zum Ansatz dienen. Der eine, der allein eingezeichnet ist, zieht schräg nach oben hinten, während der andere direkt nach hinten verläuft, um schließlich am proximalen Ende des Mentum anzusetzen.



Textfig. 5.

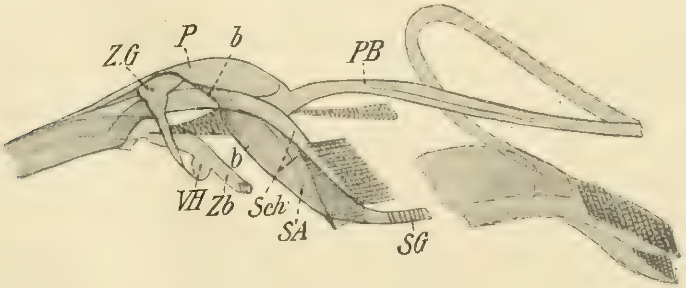


Textfig. 6.

Die Speichelampulle stellt eine Erweiterung des vordersten Teiles des Speichelganges dar (*SG*); sie mündet nach oben direkt an der Basis der Zunge aus, die mit ihrem mittleren Teil (*b*) die vordere und untere Wand der Ampulle bildet.

Was die Paraglossen betrifft, so können sie, wie in folgendem gezeigt wird, die verschiedensten Formen annehmen. Meist lassen sie jedoch ein schuppenförmiges Blatt erkennen, dessen unterer Teil in einen langen Zipfel ausgezogen ist, oder es sitzt dieser dem Blatte von außen auf.

Das Mentum ist ein langgestrecktes Organ, dessen Wandungen aus einem ventralen, rinnenförmigen, meist glänzend schwarzen und stark chitinisierten Teil und einer schwächer gewölbten, wenig chitinisierten Decke, dem Boden der Mundhöhle, besteht (Textfig. 1). Im Innern ziehen die Muskeln, die die Zunge bewegen, und der Speichelgang nach vorn. Von der unteren Wand spalten sich die viergliedrigen Lippentaster ab, die sich vermöge der in ihrem Innern liegenden Muskeln mit ihrem ersten und zweiten Basalglied beim Saugen dicht aneinander legen. So bilden sie die Unterseite des Saugrohres für die Glossa, dessen oberer Teil durch die Unterkiefer zustande kommt. Ferner können hierbei noch die Paraglossen in Betracht kommen (*Eucera, Mellecta*); doch sind diese in der Regel so kurz, daß sie nur bei der Leitung des Honigs aus der Zungenfurche zwischen Mantel und Paraglossen hindurch nach oben hinten auf den Mundhöhlenboden Bedeutung haben.



Textfig. 7.

Betrachtet man ein Mentum von oben, so sieht man, wie die Basalstücke der Paraglossen als Chitinleisten nach hinten ziehen, meist zunächst konvergierend, ohne sich jedoch in der Mittellinie vollständig zu berühren, dann auseinanderweichend, um in die obere Kante der stark chitinisierten Seitenwandung des Mentum auszulaufen. Bei niederen Formen ist der Verlauf noch etwas komplizierter, wie aus Fig. 21 und 39 *P.B* zu ersehen ist. Zwischen den Paraglossenbasen liegt der Hypopharynx. Dieser zieht von dem Pharynxeingang, der unter dem Epipharynx verborgen liegt (Textfig. 1), herab, verläuft zwischen den genannten Basalstücken hindurch nach vorn, wo er als haariger Hautlappen, in Gestalt ähnlich dem Epipharynx, die Mündung der Speichelampulle von oben hinten verschließt (Fig. 4, 35, 39 *Hy*). Was die Bezeichnung Hypopharynx betrifft, so wurde bisher eine Einigung noch nicht erzielt. Savigny setzt langue und hypopharynx einander gleich, Breithaupt scheint etwa dasselbe Gebilde mit diesem Namen zu belegen wie ich selbst, während Hilzheimer in seinen Studien über den Hypopharynx eine andre Auffassung aus der Arbeit Breithaupts herausliest. Auf jeden Fall scheint es mir verfehlt, das ganze Gebilde, das die schwächer gewölbte Decke des Mentum darstellt, dafür anzusprechen, da doch die Paraglossenbasen, die aus der unteren Halbröhre hervorgehen, sicher nicht unter den Begriff Hypopharynx fallen können, sondern höchstens die zwischen diesem liegende Partie.

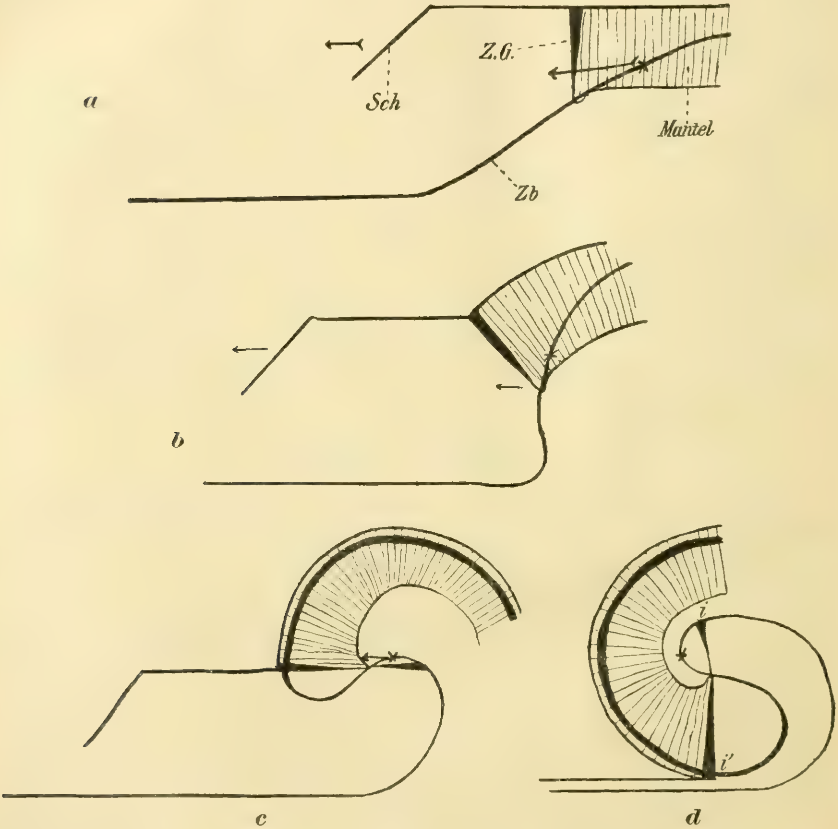
Bevor ich nun zu der Besprechung der Funktion der Zunge übergehe, mögen mir noch einige Bemerkungen in betreff der Homologisierung der einzelnen Teile erlaubt sein. Erichson betrachtet die Zunge als eine Fortsetzung der Mundhaut und erblickt »einen Beweis dafür, daß sie nicht aus den verwachsenen inneren Laden — hervorgegangen ist, in ihrer Ausstreckbarkeit und ihrer eigentümlichen — Struktur«. Diese Gründe schienen Brullé und Gerstfeld, wohl mit Recht, wenig stichhaltig. Sie setzten die Zunge samt den Paraglossen den Laden der Lippenkiefer gleich. Schaum kam dagegen bei den Coleopteren zu dem Resulat, daß »die Paraglossen als die Laden des Lippenkiefers, das oft sehr entwickelte mittlere Stück als eine Fortsetzung der die Mundhöhle auskleidenden Haut« aufzufassen sei. Wenn es nun auch kaum zweifelhaft ist, daß die Paraglossen den Laden des Lippenkiefers homolog zu setzen sind, so liegt die Entscheidung für die Zunge viel schwieriger. Jedenfalls spricht für die Entstehung aus Laden das bei niederen Formen (*Colletes* u. a.) durch die ganze Zunge hindurch paarig verlaufende Zungenbein, und weiter der Nachweis von seitlich der Glossa aufsitzenden, nach vorn sich zuspitzenden Schuppen, der mir nach Abpräparieren der Paraglossen und der Glossa bei *Colletes* gelang (Fig. 32 *z*). Vielleicht darf man in ihnen die vorderen Enden von Unterkieferladen erblicken, was dann darauf hinweisen würde, daß die Glossa aus dem verschmolzenen proximalen Teil zweier Laden hervorgegangen ist. Ist jedoch schon hierfür kein absolut zwingender Beweis zu erbringen, so steht es noch mißlicher um die Beantwortung der Frage, ob gegebenenfalles die Glossa nun aus den inneren oder äußeren Laden hervorgegangen ist. Ohne weiteres wurden bisher die inneren Laden hierfür beansprucht, und es scheint auch bei Berücksichtigung der Lage der Glossa zwischen den Paraglossen das Natürlichste. Ich muß dieser

Ansicht gegenüber aber doch folgendes zu bedenken geben. Wie aus Textfig. 3, *l* ersichtlich, spalten sich die Paraglossen aus dem seitlichen, oberen Teil der primären Röhre ab, während die zwischenliegenden Teile in der Bildung des Hypopharynx aufgehen, so daß für die nach dem Mentum zu verfolgte Zungenwurzel in der Hauptsache der basale Teil der Röhre übrig bleibt. Denkt man sich nun, der Entstehung aus zwei Teilen entsprechend, die Röhre in der Mitte halbiert, und berücksichtigt man weiter die Befunde von CARRIÈRE und von CARRIÈRE und BÜRGER, daß nämlich in der Ontogenese mit der Verschiebung der paarigen Anlagen der Hinterkiefer nach der Mittellinie zu »zugleich eine Drehung um ihre Achse stattfindet, so daß die bisherige Außenseite des Kiefers zur Hinterseite wird«, so ergibt sich, wenn man sich diese Drehung an der halbierten Figur wieder rückgängig gemacht denkt, um so die ontogenetisch früheste Lagebeziehung der Teile zu erhalten, daß die Hinter-(Unters)seite, aus der in der Hauptsache die Zunge hervorgeht, nach außen, die Paraglossenanlage aber nach innen zu liegen kommt. Hierauf basierend, ist, entgegen der bisherigen Meinung, die Ansicht zu rechtfertigen, daß die Paraglossen den inneren, die Zunge den äußeren Laden entspricht.

Funktion der Zunge.

Bei dieser Besprechung gehe ich wohl am zweckmäßigsten von der vorgestreckten Zunge aus. Das ganze Saugrohr hat in diesem Falle seine Maximallänge, wenn die Verbindungsstelle des Cardo mit dem Stipes möglichst weit nach vorn zu liegen kommt, wobei durch die Verbindung mit dem Submentum auch die ganze Unterlippe mit nach vorn geschoben wird. Anderseits kommt eine Verkürzung bei ausgestreckter Glossa dadurch zustande, daß die Cardines nach hinten gezogen werden, wobei sie mit der Längenachse des Saugrohres einen sehr spitzen Winkel bilden können (Fig. 18, 20, 22). Während durch Bewegung der Cardines der ganze Saugapparat in seiner Länge beeinflußt wird, wird bei feststehenden Cardines durch eine Bewegung des Submentum eine Verschiebung der Unterlippe allein in der Unterkieferrinne ermöglicht. Die Drehachse liegt hierbei in der Geraden, die die beiderseitigen Gelenke der Cardines und des Submentum miteinander verbindet. Die Wirkung ist natürlich bei den Arten am größten, bei denen der Insertionspunkt des Mentum von dieser idealen Achse den größten senkrechten Abstand hat. So beträgt bei *Anthophora acervorum* die größte Differenz, die durch verschiedene Stellung des Submentum erreicht wird, etwa 1,7 mm.

Zu diesen Bewegungen, die bei vorgestrecktem Rüssel, also während des Blumenbesuches in Betracht kommen können, tritt noch die ebenfalls hierbei in Anwendung kommende Fähigkeit, die Zunge an ihrer Basis zurückzuziehen und dabei um 90 oder 180 ° zu drehen. Da bisher nur ganz allgemein auf diesen Punkt hingewiesen wurde, und auch Breithaupt zwar die Muskeltätigkeit richtig erwähnt, jedoch eine Reihe von nicht unwichtigen Begleiterscheinungen übersehen hat, so sehe ich mich veranlaßt, hierauf etwas näher einzugehen. Die Textfig. 7 zeigt den paarig an dem Zungenbein, vor den Zungengrundhörnern ansetzenden Muskel, während der Retractor der Glossawurzel, der an den Scherenflügeln angreift (nicht eingezeichnet), bereits oben besprochen wurde. In den Textfig. 8 *a*—*d* ist die Wirkung dieser beiden Muskeln veranschaulicht. Das Schema stellt die Basis des Zungenmantels, die



Textfig. 8.

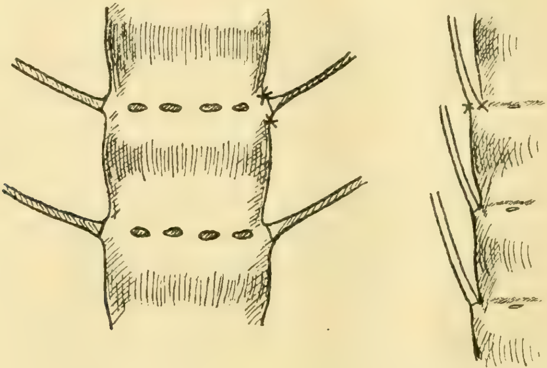
Zungengrundhörner und die nach hinten, unten winkelig abgeknickte Schere dar, während die untere Linie das Zungenbein und dessen Verbindung mit den Grundhörnern wiedergibt. Die Insertionsstelle des Zungenbeinmuskels ist durch ein Sternchen, die Richtung des Muskelzuges durch Pfeile bezeichnet.

Zunächst wirken beide Muskeln zusammen. Dies hat ein Zurückziehen der Glossa und, infolge der Biegungsfestigkeit des Zungenbeins, ein senkrechtes Aufrichten derselben zur Folge. Daß jedoch die ganze Zunge senkrecht zum Mentum frei nach oben steht, wird verhindert durch die Galeae, die das freie Ende in der ursprünglichen Lage festhalten, oder beim Einschlagen die Glossa in einen $^1/_4$ Kreisbogen zwingen, so daß sie schließlich der Unterseite des Mentum anliegt. (Fig. 26 entspricht Schema *c*.) Bei *Anthophora* schreitet jedoch häufig der Prozeß des Einschlagens noch weiter fort, und zwar als Wirkung des Zungenbeinmuskels allein. Fig. *d* zeigt, wie hierbei das Zungengrundhorn vollständig um 180° zu seiner ursprünglichen Lage gedreht wird. Jetzt beschreibt die Glossa bei eingeschlagenen Mundteilen einen vollständigen Spiralgang. Dabei ist die Basis der Glossa — dies gilt auch für Stadium *c* — tief in das Mentum eingedrückt, wie aus Fig. 3 ersichtlich. Die Wandung des Mentum ist hier im vorderen Teil ausgebrochen, um den Verlauf des Zungenbeins zu zeigen. Aus der Tafelfigur und dem Schema geht aber ferner noch hervor, daß mit dem Einschlagen der Zunge notwendig eine Verkürzung derselben verbunden sein muß, was bisher ganz übersehen wurde. Bei ausgestreckter Zunge ist nämlich (Schema *a*) die distal des Zungengrundhorns gelegene Partie der Glossa und des Zungenbeins an Länge einander gleich. Beim Einschlagen aber wird (*d*) das Zungenbein um ein beträchtliches Stück, von *i* bis *i'*, aus der Zunge herausgezogen. Da nun aber das Zungenbein nicht dehnbar ist, so muß die notwendige Folge eine Verkürzung der Zunge um die Strecke *i*—*i'* sein, die durch Ineinanderschieben der Glossaglieder möglich ist. Da direkte Längenmessungen der eingeschlagenen Zunge kaum ausführbar sind, bediente ich mich eines andern Verfahrens, um die Längenänderung zu berechnen. Ich beobachtete einmal bei mehreren ausgestreckten, und dann bei eingeschlagenen Zungen an Individuen derselben Art, wieviel Glieder auf eine beliebige Meßeinheit entfallen. Und zwar untersuchte ich auf diese Art die Region der Zungenspitze und, indem ich je nach der Art von einem *n*ten Glied ausging, auch die mittlere Region. Ich berechnete aus den gewonnenen Resultaten die Verkürzung der gesamten Zungenlänge und fand:

	Länge der gestreckten Glossa	Länge der eingeschlagenen Glossa
Anthophora acerv.	$8^3/_4$ mm	$6^2/_3$ mm
Osmia rufa	$3^3/_4$ »	$3^1/_4$ »

Die hohe Differenz für *Anthophora* ist aus dem vollständigen Umschlagen der Zungenbasis zu erklären, während ich bei Bauchsammlern nur ein Einschlagen dem Schema *c* entsprechend beobachten konnte.

Nun erklärt sich auch die Tatsache, daß bei vorgestreckter Zunge die Mantelhaare aufgerichtet sind, beim Zurückziehen sich aber glatt an den Mantel anlegen. Wolff glaubte hierin die Wirkung der sog. Zungenhechel zu sehen, d. h. der Borstenreihe am Rande der Galeae und der Zungentaster, die, nach einwärts gerichtet, die Mantelhaare auflockern sollen. Breithaupt stand zwar dieser Auffassung skeptisch gegenüber, führt sie aber doch »der Vollständigkeit wegen« an und, weil er keinen Ersatz zu bieten vermochte, da keine Muskeln nachweisbar sind. Nun aber zeigt sich die Stellung der Haare abhängig von dem Zustand der Zunge. Textfig. 9 stellt einige Glieder einer ausgestreckten Glossa dar. Da die Haare senkrecht auf der Unterlage aufsitzen, die Unterlage aber straff gespannt ist (×—×), so müssen sie senkrecht vom Mantel abstehen. Bei der durch das Einschlagen hervorgerufenen Verkürzung schiebt sich nun stets das vordere Glied etwas in das nächstfolgende hinein (*b*), da jenes an seinem proximalen Ende enger ist, als dieses an seinem distalen. Bedingung hierfür ist, daß die stark chitinisierten Glieder mittels einer biegsamen Membran, der die Haare aufsitzen, miteinander verbunden sind. Diese Membran erleidet nun bei dem Ineinanderschieben eine Faltung, so daß nun die Basis der Haare



a *b*

Textfig. 9.

nicht mehr parallel zu der Zungenachse, sondern nahezu senkrecht zu dieser steht. Demnach müssen sich die Haare jetzt dem Mantel anlegen. Aus dem Einschlagen der Zunge erwachsen also den Bienen zwei weitere Vorteile, eine Verkürzung derselben und ein automatisches Niederdrücken der Mantelhaare. Wir sehen also, wie wunderbar jede notwendige Vorrichtung auch in ihren zufälligen Begleiterscheinungen bis aufs feinste ausgebeutet wird.

Das Schicksal der Paraglossen beim Einschlagen ist in Textfig. 7 durch die punktierten Linien illustriert. Sie werden an ihrer Basis eingeschlagen, so daß sie neben den Zungengrund zu liegen kommen (Fig. 3), wie bei der festen Verbindung der beiden Teile erwartet werden muß. Hierbei werden die Paraglossenbasen (*P.B*) stark gekrümmt. Die Spannung derselben im Verein mit der des Zungenbeines lassen die Zunge momentan wieder vorschnellen, sobald der Muskelzug nachläßt. Da man aber wohl kaum annehmen kann, daß die Tiere bei eingeschlagenen Mundteilen ständig diese Muskeln in Kontraktion erhalten, hat Breithaupt die Vermutung aufgestellt, daß die Zungenwurzel durch die Horizontalhörner (x), die von den Paraglossen ausgehen, in ihrer Lage festgehalten wird, und daß der zweite, nach oben wirkende Muskel der Scherenflügel in Tätigkeit treten muß, um sie wieder aus dieser Einschnappvorrichtung zu befreien. Ich kann diese Vermutung nur bestätigen, ohne jedoch einen direkten Beweis dafür erbringen zu können (Fig. 3 x u. ZG).

Was nun noch die Unterkiefer betrifft, so ist deren Verhalten aus Fig. 26 zu ersehen. Es finden zwei scharfe Knickungen statt, die eine an der Basis der Galea, während die zweite durch enges Anschmiegen des Cardo an den Stipes zustande kommt. Die Segelhalter klappen hierbei nach vorn um und verlaufen dann dem Cardo und Stipes parallel. Bei einigen Beinsammlern werden sie jedoch in eine **S**-förmige Windung gezwungen, da hier beim Einschlagen ihr Fixationspunkt am Stipes in nächste Nähe ihres Fixationspunktes am Clypeus zu liegen kommt. Auch das Submentum knickt sich spitzwinkelig zum Mentum nach oben um. Hierdurch wird der gesamte Saugapparat auf ein kleines Paketchen reduziert, das in der unteren Kopfrinne Aufnahme findet. Bei den Bauchsammlern lagert sich dann noch die bewegliche, teilweise sehr lange Oberlippe schützend dem Vorderteile auf.

Zum Schlusse dieses Kapitels möchte ich noch der Vollständigkeit wegen kurz den Saugakt erwähnen, und da ich den Untersuchungen Breithaupts hier nur wenig hinzuzufügen habe, lasse ich ihn selbst sprechen. Er zeigt, daß bei der Honigaufnahme zwei verschiedene Leitungswege benutzt werden, »der eine in dem großen Saugrohr des Rüssels« — also auf der Manteloberfläche —, »wobei also die Biene den reichlich vorhandenen Zucker mit ihrer Zunge nur geleckt hatte; der andre Weg durch das Capillarrohr des Chitinstabes« (Zungenbein), »wenn die letzten Reste vom Zucker aufgenommen wurden«. In der Hauptsache wird also der Honig durch die Adhäsion der Mantelhaare des Mantels und der Taster gehoben, und zwar so lange, »als noch genügend Flüssigkeit vorhanden ist, um die Zungenoberfläche sich vollsaugen und derart beladen zu lassen, daß jedes einzelne Capillarröhrchen zwischen den Haaren erfüllt ist, wodurch es den Bienen ermöglicht wird, die Ladung nach dem Zurückziehen der Zunge« (von mir gesperrt) »in das Futteral des Rüssels einzusaugen. Wird aber die Zunge nicht mehr genügend beladen, bekommt das Saugrohr sogar Nebenluft, ist also der frühere Mechanismus nicht mehr ausreichend, dann muß ein andrer feinerer Weg benutzt werden, um noch die letzten Honigspuren von — der Unterlage abzupinseln und nach dem Munde zu leiten. Nun erst kommt die im Zungenstab liegende Capillarröhre mit ihrer zweiteilig auf das Löffelchen ausmündenden Öffnung zur vollen Geltung.« Also nur auf der letzten Strecke wird der Honig gesaugt, auf der ersten entweder durch Adhäsion des Mantels oder durch Adhäsion der Zungenbeincapillaren gehoben. Das sogenannte Saugrohr verdient daher nur seinen Namen insoweit, als die Unterkiefer in Betracht kommen. Die Lippentaster dienen, abgesehen vom Tasten, in erster Linie dazu, die Adhäsion zu erhöhen. Bei *Eucera* und *Mellecta* kommen hier außerdem noch die sehr langen Paraglossen in Betracht. Nicht ganz richtig ist daher die Vorstellung Breithaupts, daß bei geringen Quantitäten das Saugrohr Luft bekommen könnte, da ja aller Honig, auch die letzten Spuren die gleiche Strecke, nämlich von der Zungenbasis ab, durch Saugen fortgeschafft werden. Also muß das Saugrohr an sich schon schließen und nicht erst durch den Inhalt geschlossen werden. Ferner wird bei kleinen Quantitäten nicht ein andrer Weg eingeschlagen als bei großen, sondern solange Fülle vorhanden ist, werden beide benutzt, geht aber der Honig zur Neige, so vermag er nur noch in der engen Capillare der stärkeren Adhäsion zu folgen, bis auf eine nennenswerte Höhe zu steigen und diese anzufüllen.

Nach dieser allgemeinen Betrachtung der Mundteile gehe ich zu der vergleichenden Darstellung derselben bei den solitären Apiden über und beginne mit den Beinsammlern.

Beinsammler.

Diese Gruppe umfaßt einerseits die sehr hoch entwickelten Gattungen *Anthophora*, *Eucera* und *Xylocopa*, anderseits aber auch so niedrigstehende Formen wie *Halictus* und *Andrena*. (*Colletes* betrachte ich aus praktischen Rücksichten gesondert, im Anschluß an *Prosopis*.) Hieraus folgt schon die Schwierigkeit, allgemeingültige Charaktere für die ganze Gruppe aufzustellen, zumal da wir teilweise einem so primitiven Glossatypus begegnen, daß sich ohne Schwierigkeit die Zunge sämtlicher Apiden von ihm ableiten ließ, wollte man auf der Anatomie der Mundteile allein eine Systematik gründen. LANGHOFFER hat den Versuch trotzdem gewagt, und zwar operierte er, soviel aus seinem Autoreferat zu ersehen ist — die Originalarbeit ist ungarisch geschrieben —, hierbei lediglich mit dem Maßstab. Daß jedoch die Längenverhältnisse der Glossa, der Paraglossen usw. nicht allein, ohne Rücksicht auf alles andre, zur Systematik ge- und mißbraucht werden dürfen, folgt auch schon aus der Tatsache, daß diese Verhältnisse innerhalb der Gattung infolge Anpassung häufig größere Differenzen aufweisen als bei den verschiedenen Gattungen.

Trotz der Schwierigkeit, allgemeingültige Charaktere aufzustellen, möchte ich doch wenigstens die höchstentwickelten Gattungen der Beinsammler etwas charakterisieren, um sie den im allgemeinen hochstehenden Bauchsammlern gegenüberstellen zu können.

Die wenig bewegliche Oberlippe ist kurz, oval, stark gewölbt und wenig behaart (Fig. 2). Der Stipes zeigt statt der ursprünglichen, langgestreckten Form eine mehr eiförmige Gestalt und trägt am vorderen Teil des Unterrandes eine scharfe Zahnreihe. Die Galea ist wenig gekrümmt und im Verhältnis zu der Unterlippen- und Zungenlänge kurz. Die Lam. vert. derselben ist stark chitinisiert. Die Zunge erreicht in diesen Gattungen unter den solitären Apiden die größte Länge. Es bedarf daher besonderer Vorrichtungen, um die Wirkung der Adhäsion zu verstärken; die bestehen bei *Anthophora* in einer starken Verbreiterung der Mantelhaare (Fig. 5), bei *Eucera* in einer mächtigen Entwicklung der Paraglossen (Fig. 8). Die Galea vermag nur einen geringen Teil der Glossa zu bedecken, der weitaus größere ist frei. Hiermit möchte ich die Zahnreihe am Stipes in Zusammenhang bringen, der vermutlich die Aufgabe zufällt, die sich leicht mit Pollen beladende Zunge wieder zu reinigen. Das Löffelchen ist nur schwach nach oben umgebogen und relativ groß. Das Zungenbein läßt stets auch das proximale Hörnerpaar erkennen.

Bei der Besprechung der einzelnen Gattungen werde ich Arten nur dann erwähnen, wenn sie bemerkenswerte Unterschiede gegenüber dem Gattungstypus bieten. Standen mir wenige oder nur eine einzige Art zur Verfügung, so sind diese in Klammer hinter dem Gattungsnamen vermerkt.

Anthophora.

Mandibeln mit sekundärem Höcker, die der ♂♂ nur $^2/_3$ so lang als die der ♀♀; die Form ist jedoch bei beiden annähernd dieselbe. Stipes eiförmig, mit scharfer Zahnreihe am Vorderrande und langen weichen Fiederhaaren am Unterrande (Fig. 4). Lam. hor. der Galea durchsichtig, Lam. vert. dunkelbraun chitinisiert. Kiefertaster sechsgliedrig. Glossa sehr lang, mit stark verbreiterten Haaren. Löffelchen flach, dünn und spärlich behaart. Paraglossen vorn unten in einen lang, etwas behaarten Zipfel ausgezogen. *A. crinipes* zeigt eine kürzere Glossa als *A. acervorum.* Auch sind die Mantelhaare hier weniger verbreitert. Das Löffelchen ist gegen den Rand so dünn, daß es leicht durch den Gebrauch ausfranst (Fig. 6). (In geringem Maße auch bei *acerv.*) Ich traf alle Übergänge zwischen den in *a* und *b* gegebenen Formen, und zwar waren es stets die ♀♀, bei denen die stärkste Abnutzung gefunden wurde. *Anth. retusa* ist durch eine sehr schlanke Glossa ausgezeichnet, während *tarsata* durch eine eigentümliche Bildung des Löffelchens auffällt (Fig. 5). Dasselbe ist kaum verbreitert, dagegen mit langen Borsten besetzt, die jedoch stets teilweise abgerissen zu sein scheinen, wie ich denn auch keinen Rüssel dieser Art untersuchte, der nicht eine Menge abgerissener Mantelhaare hätte erkennen lassen. Alle machten einen sehr defekten Eindruck, und es scheint hier wohl ein bisher noch unbekannter biologischer Faktor mitzuspielen, der die eigentümliche, zum Strapazieren jedenfalls günstigere Form des Löffelchens bedingt hat.

Eucera (*longicornis*).

Stipes oval, mit zahlreichen Tastborsten in der oberen Hälfte (Fig. 7). Die Lam. vert. setzt nach vorn plötzlich ab, um sich nur noch als schmaler Streifen weiter fortzusetzen. Lam. hor. stark entwickelt. Kiefertaster sechsgliedrig. Glossa sehr schlank. Der Zungenmantel schiebt sich auf dem Löffelchen bis gegen dessen Spitze vor (Fig. 9). Die Mantelhaare sind nicht merklich verbreitert. Die proximalen Zungenbeinhörner sitzen in der Nähe des Mentum, sind stark chitinisiert, aber nur wenig ausgeprägt und können, da sie das Zungengrundhorn bei weitem nicht erreichen, diesem auch nicht bei vorgestreckter Zunge als Stütze dienen, wie es bei *Apis mellifica, Bombus* und *Anthophora* der Fall ist. Die Paraglossen sind auffallend lang (Fig. 8) und bestehen aus einer basalen Schuppe, der außen ein langgezogener, am Ende spiralig gekrümmter Streifen aufsitzt, der wieder eine stärker chitinisierte Gräte (*g*) und eine häutige Fahne (*f*) erkennen läßt. Sie liegen seitlich der Glossa an, so daß ihr unterer Rand von dem Taster überdeckt ist (vgl. Fig. 37, *Melecta*); diesen überragen sie jedoch um ein Beträchtliches und erreichen fast die Zungenspitze. Das erste Glied des Zungentasters übertrifft das zweite bedeutend an Länge, und ist, wie auch dies, stark verbreitert.

Xylocopa (*violacea*).

Mandibeln sehr stark, nach vorn sich plötzlich in scharfe Spitze verjüngend. Stipes ähnlich wie bei *Anthophora.* Lam. int. klein, stark chitinisiert, mit zahlreichen langen Borsten. Die breite Galea trägt an der Spitze zahlreiche Nervenendapparate, die jedoch nicht wie bei andern auf Papillen aufsitzen, sondern in Gruben eingelassen sind. Ob man es hier mit einer Schutzvorrichtung zu tun hat, ließ sich aus dem bisher bekannten biologischen Material nicht entnehmen. Kiefertaster sechs-(fünf-)gliedrig; die eingeklammerte Zahl gibt jeweils die weniger häufig vorkommende Variation an. Unterschiede zwischen ♂♂ und ♀♀ sind hinsichtlich der Tasterglieder bei keiner Gattung vorhanden, auch nicht da, wo die Rückbildung sehr stark in Fluß ist (*Osmia*). Die Glossa, sowie der ganze Saugapparat, ist gedrungener und kürzer als bei *Anthophora*; die Mantelhaare sind nicht verbreitert. Das stark behaarte Löffelchen macht den Eindruck, als sei es aus dachziegelartig übereinander liegenden Schuppen zusammengesetzt. Für das proximale Zungenbeinhorn gilt das bei *Eucera* Gesagte. Die Paraglossen (Fig. 10) sind kurz und bestehen aus einem äußeren, stärker chitinisierten Blatt, das sich unten in eine weichhäutige, nach innen zu gelegene Lamelle umlegt, die nach vorn in zwei Zipfel ausläuft. Die Verwachsungsstelle mit der Glossa ist durch die gezahnte Linie angegeben.

Ceratina (*dentiventris, cucurbitina*).

Die Mundteile erinnern noch sehr an die der höchstentwickelten Beinsammler, doch sind sie kürzer. Der Stipes zeigt die ursprünglichere langgestreckte Form, und die Zahnreihe am Unterrande ist schwach entwickelt. Lam. int. häutig; Galea vorn sehr stark gekrümmt und relativ lang, ihre Lam. vert. wenig chitinisiert, die Lam. hor. häutig und namentlich der Spitze zu stark entwickelt. Der großen Ähnlichkeit wegen kann ich wohl hinsichtlich der Galea auf die Abbildung von *Nomada* (Fig. 40) verweisen. Kiefertaster fünf-(sechs-)gliedrig und zeigt relativ die gleiche Länge wie die bisher erwähnten. Das Löffelchen ist noch sehr klein, schwach entwickelt und rechtwinkelig nach oben abgeknickt. Die proximalen Zungenbeinhörner sind nahezu so stark entwickelt wie bei *Anthophora*. Die beiden Basalglieder des Zungentasters sind gleichlang, die Endglieder inserieren seitlich am zweiten Gliede, wie bei allen höheren Formen.

Systropha (*curvicornis*).

Oberlippe sehr kurz, mit starken, mäßig langen Borsten am Vorderrand. Mandibeln bei ♂ und ♀ annähernd gleich, bei ♂ etwas stärker gekrümmt. Stipes sehr lang (Fig. 11); die Zahnreihe fehlt, ebenso die langen Fiederhaare, die meist hinten dem Unterrande ansitzen. Die kurze Galea und der diese weit überragende lange Taster kennzeichnet *Systropha* als niedere Form. Die sechsgliedrigen Taster bilden hier die axiale Fortsetzung des Stipes nach vorn. Das Submentum stellt eine dreieckige Platte dar, die die paarige Anlage noch erkennen läßt. Die Seitenspangen, die nach den Cardines führen, treten noch kaum hervor (*). Ebenso die Mittelspange (*m*), die die Verbindung mit dem Mentum vermittelt. Die mäßig lange Glossa zeigt noch den typischen Bau wie bei den bisher besprochenen. Das Löffelchen ist noch wenig verbreitert und mit langen Haaren besetzt. Die Paraglossen weisen in ihrer Form auf die niedrigstehenden Gattungen *Andrena* und *Halictus* hin. Sie bestehen aus einer breiteren Basalschuppe, die sich nach vorn in einen mäßig langen häutigen Lappen auszieht, der sich von unten der Glossa anlegt. Der Zungentaster zeigt ebenfalls ursprünglichere Formen, indem die beiden Endglieder nicht seiten-, sondern endständig dem zweiten Gliede aufsitzen. Er legt sich der Zunge mehr seitlich an, so daß zwischen beiden ventral eine Rinne frei bleibt.

Panurgus (*calceolatus*).

Stipes langgestreckt (Fig. 12), von der Lam. int. überlagert, die eine wenig konstante Form zeigt. Die Galea ist sehr kurz, an der Basis mit einem Kamm versehen und von dem sechsgliedrigen Palpus überragt. Die Segelhalter ohne scharfe Abgrenzung. Die Zunge ist mäßig lang. Ein Löffelchen ist noch nicht entwickelt. Das Zungenbein ist in seinem proximalen Verlauf gespalten. Der Zungentaster zeigt noch sehr ursprüngliche Form. Das Basalglied ist zwar schon den drei andern an Länge überlegen, zeigt jedoch noch keine Abflachung.

Nomia (*diversipes*).

Oberlippe bei den ♂♂ kurz und breit; in der Form sehr variabel (Fig. 16*a*). Bei den ♀♀ größer (*b*) und in der Mitte mit einem rostrumartigen Aufsatz versehen; beidemal mit starren Borsten besetzt. Die Mandibeln der ♂♂ sind spitz, die der ♀♀ abgerundet, mit sekundärem Höcker. Der Stipes ist langgestreckt (Fig. 14). Die Lam. int. nahezu senkrecht auf diesem stehend, dem Segelhalter angelegt. Die Galea zeigt an der Spitze eine kleine Einkerbung, an der beim Einschlagen eine Knickung stattfindet, vermutlich um die Sinnesborsten an der Spitze gut zu schützen. Der Kamm ist gut entwickelt (Fig. 15); der Taster mäßig lang, sechsgliedrig. Das Submentum zeigt die ursprüngliche Dreiecksgestalt. Hinsichtlich der Glossa führt uns *Nomia* zum erstenmal den primitiven Typus vor, der in dem Fehlen der Doppelröhrenbildung besteht (Fig. 13). Wir haben es hier noch mit einer einfachen, dorsoventral stark abgeplatteten, von oben gesehen herzförmigen Zunge zu tun, die auf dem Querschnitt eine langgezogene Ellipse darstellen würde. Eine Zungenfurche existiert demnach noch nicht. Ebenso fehlt das Löffelchen. Das Zungenbein ist im proximalen Teil gespalten und läßt bis in die Spitze eine Zweiteilung erkennen. Die Paraglossen sind relativ lang und überragen die noch sehr kurzen Zungentaster.

Da die systematische Stellung von *Nomia* noch sehr unsicher ist, so möchte ich erwähnen, daß den Mundteilen nach eine Ableitung von *Colletes*, wie Friese vermutet, nicht gut möglich erscheint. Dagegen weisen die Oberlippe, die Lam. int., Galea und Glossa vielmehr auf eine Verwandtschaft mit *Halictus* hin.

Andrena.

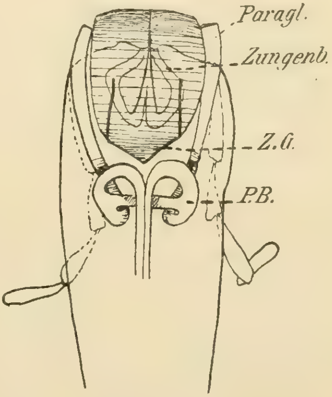
Die zweiteilige Mandibel ist lang gestreckt, und zwar bei den ♂♂ meist kleiner, aber spitzer und schärfer gekrümmt. Oberlippe kurz, mit starken Fiederborsten besetzt. Stipes mäßig gestreckt (Fig. 19). Die Lam. int. liegt als schwarzer, mit langen Borsten dicht besetzter Chitinknäuel vor dem Segelhalter. Die Galea trägt einen gut ausgebildeten Kamm, der von der starken Lam. hor. überlagert ist. Lam. vert. mit starken Randborsten. Kiefertaster kurz, sechsgliedrig. Der Segelhalter setzt in der Mitte des Mentum an. Die Glossa zeigt bei manchen Formen (*A. marginata*) den Beginn einer seitlichen ventralen Umkrempelung, wodurch die Doppelröhrenform der hochentwickelten Zungen entsteht. Ihre Basis ist im Verhältnis zu dem gegliederten Teil meist sehr lang. Im übrigen zeigt ihre Form bei den einzelnen Arten große Verschiedenheiten. Leider fehlten mir gerade die, die infolge der

Bevorzugung ganz spezieller Blüten schon einen höher entwickelten Saugapparat vermuten lassen. Doch hoffe ich später unter andern Lücken, die in dem Übergehen einiger Gattungen bestehen, auch diese auszufüllen. Das Zungenbein ist am Grunde gespalten (Fig. 17). Die Paraglossen bestehen aus einem breiten Basalstück, dem der verschiedenen Glossenform entsprechend eine mehr oder weniger ausgezogene Spitze ansitzt (Fig. 17 und 18), die sich von unten der Glossa anlegt. Die Geschmacksorgane, die bei den höheren Formen auf dem oberen, verbreiterten Teil des Zungenbeinhornes zu finden sind, sitzen hier vor diesem; und zwar sind sie nicht allein auf die dorsale Seite beschränkt, sondern lassen sich auch seitlich nach vorn bis zu der Berührungsfläche der Zunge mit den Paraglossen verfolgen. Ein ähnliches Verhalten gilt auch schon für *Nomia*, und überhaupt für alle niedrigstehenden Formen. Auf die Bedeutung dieser Verteilung der Geschmacksorgane werde ich bei *Colletes* näher eingehen. Das Basalglied des Zungentasters zeigt eine eigentümliche Krümmung in zwei aufeinander senkrecht stehenden Ebenen, ist länger als die übrigen, läßt jedoch noch keine Abflachung erkennen.

Sehr niedrigstehende Typen sind hinsichtlich der Glossa: *A. bimaculata*, *nigroaenea*, *trimmerana*, *neglecta*, deren Zungenbasis über die Hälfte so lang ist als der gegliederte Teil (Fig. 18), *A. carbonaria*, deren Zungenspitze durch plötzliche Verjüngung in dem vordersten Teil seltsam abgesetzt erscheint, während die Zweiteilung des Zungenbeines weniger zum Ausdruck kommt als bei den übrigen; ferner *A. fulva*, deren Glossa durch ihren gedrungenen Bau auffällt. Die Geschmacksknospenregion zieht sich hier seitlich bis nahe zu der halbrinnenförmig eingerollten Paraglossenspitze vor. Die höchstentwickelte Glossa fand ich bei *A. marginata*, vermute jedoch bei den Nichtuntersuchten noch weitere Fortschritte. Hier ist die Zunge in der Aufsicht durch die beginnende ventrale Einrollung der Seitenränder schon wesentlich schlanker. Erwähnt sei noch, daß bei den ♂♂ dieser Art der Kamm nur noch als angedeutet bezeichnet werden kann, während man ihn bei den ♀♀ gut entwickelt findet. *A. apicata* schließlich fällt durch die bei den ♂♂ überaus schlanken und spitzen, nahe der Basis stark einwärts gekrümmten Mandibeln auf.

Halictus.

Die Oberlippe besteht bei dem ♀ aus einer breiten Basis, der in der Mitte eine fast rechtwinkelig nach vorn abgebogene dreieckige Spitze aufsitzt (Fig. 20 *L* und 24 *b*). Auf der Oberseite derselben verläuft ein stark chitinisierter Grat hin, der nach vorn den übrigen Teil der Spitze etwas überragt. Das ganze Gebilde erinnert an die Oberlippe von *Nomia*. Bei dem ♂ fehlt die Spitze samt dem Grat. Der Rand ist stets mit starken Borsten besetzt. Was den Zweck dieser seltsamen Gestaltung und starren Behaarung betrifft, so könnte ich nur allzuwenig gestützte Vermutungen aufstellen, als daß es lohnte, sie hier zu erwähnen. Die Mandibeln der ♂♂ sind meist kleiner als die der ♀♀, jedoch spitzer und schärfer gebogen (Fig. 23). Der Stipes ist lang gestreckt, nach vorn in den Taster auslaufend. Zwei Drittel seiner Länge wird von der Galea überlagert, die eine ausgeprägte Lam. hor. zeigt und am Vorderrande einen Borstenbesatz trägt (Fig. 22). Beim Zusammenlegen findet, wie bei *Nomia*, eine doppelte Knickung der Galea an den an der Figur mit Sternchen bezeichneten Stellen statt. Die Lam. int. zeigt hier ebenfalls dasselbe Verhalten wie dort, indem sie als chitinige Gräte vor dem Segelhalter diesem parallel verläuft. Der Kiefertaster ist sechsgliedrig; das Submentum langgestreckt (Fig. 20, 22), dreieckig, die Spitze dem Mentum zugekehrt und läßt deutlich seine paarige Entstehung erkennen (besonders gut bei *H. tetrazonius*). Das Mentum gleicht etwa einer Zigarre, deren Spitze dem Submentum zugekehrt ist. Die Glossa ist herzförmig (Fig. 21). Eine Zungenfurche ist nicht entwickelt, doch läßt sich bereits eine, wenn auch sehr schwache, ventrale Vorwölbung der Seitenränder beobachten. Ein Löffelchen fehlt. Die Mantelhaare sind an ihrem freien Ende stockgriffartig umgeknickt und stehen an der Zungenspitze etwas dichter, indem sie hier einen schwach ausgebildeten Haarschopf bilden. Die Zungengrundhörner sind lang und schmal, wie auch bei *Andrena*. Auch die Geschmacksknospenzone zeigt dieselbe Ausdehnung wie dort. Ebenso kann ich bezüglich des Verhaltens des Zungenbeines auf jene verweisen. Die Vorderenden der Paraglossen, die seitlich die Zunge umgreifen, um sich ihr von unten her anzulegen, sind löffelartig verbreitert. Bei den verschiedenen Arten läßt die Glossa nur verschiedene Größen, entsprechend der Körpergröße, erkennen. Erwähnt sei hier noch, daß der Einschlagmechanismus bei allen niederen Formen etwas modi-



Textfig. 10.

fiziert ist. Wie aus Textfig. 10 zu ersehen, wird das am Grunde zweigeteilte Zungenbein stark auseinander gesperrt, verläuft, von oben gesehen, zunächst rückwärts, vereinigt sich dann, um in der Glossa nach vorn zu ziehen. Besonders auffallend ist das Verhalten der Paraglossenbasen, die gegenseitig fest miteinander verbunden sind und daher in eine eigentümliche Schleife gezwungen werden.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß innerhalb der Beinsammler die verschiedensten Übergangsstufen, die von den einfachsten Mundteilen von *Halictus* zu den höchstkomplizierten hinüberleiten, gefunden werden. Fragen wir uns nun kurz, wie sich in den einzelnen Teilen die Höherentwicklung kund gibt, so kommen wir zu folgendem. Die Galea verlängert sich stark; der Taster, dessen Funktion ein gewisses Exponiertsein verlangt, hält diesem Wachstum zunächst stand und erreicht hierdurch eine bedeutende Länge (Fig. 12, 11, 40), geht aber, sobald er von der Galea überlagert wird, wieder zurück und zeigt bei den höchsten Formen schon deutlich Spuren von Degeneration und Rudimentation. Die Entwicklung des typischen Submentum aus einer paarig angelegten dreieckigen Platte läßt sich aus Fig. 11 und 29 (*Colletes*) ableiten. Aus der Platte differenzieren sich zwei laterale und eine mediale Spange heraus, während diese selbst im übrigen verschwindet. Die ursprünglich dorsoventral abgeplattete, herzförmige Glossa erhält durch ventrales Umschlagen der Ränder die Doppelröhrenform. Das Löffelchen bildet sich erst, nachdem diese schon längst erreicht ist. Der Zungentaster, ursprünglich aus etwa gleichlangen, im Querschnitt runden Gliedern bestehend, streckt sich, wobei lediglich die zwei Basalstücke in Betracht kommen, und plattet sich ab.

Dies alles gilt natürlich auch für die Bauchsammler, wenn auch hier die Differenzen zwischen den Niedrigststehenden (*Heriades*) und den Höchstentwickelten (*Anthidium*) im Verhältnis zu den bisher betrachteten nur gering sind.

Bauchsammler.

Als allgemein gültige Merkmale können hervorgehoben werden: Oberlippe mehr lang als breit; die Mandibeln gleichen im Umriß mehr oder weniger einer halbgeschlossenen Faust mit mäßig gestrecktem Zeigefinger. Der Stipes ist stets langgestreckt, die Lam. int. als vertikal stehendes Segel gut entwickelt. Die stark gekrümmte, relativ sehr lange Galea zeigt eine scharf ausgeprägte Oberflächenstruktur. Sie ist wenig chitinisiert und bedeckt die Glossa zum größten Teil. Diese ist schlank, das Löffelchen klein und stets rechtwinkelig nach oben umgeknickt (Fig. 27).

Anthidium (*manicatum* ♀).

Oberlippe lang, nahezu rechteckig; vorn spärlich mit Borsten besetzt. Mandibeln mit scharfer Spitze; diese eingerechnet, verläuft der schräge, mediane Vorderrand in sechs scharfen, kegelförmigen Zähnen. Der Stipes ist langgestreckt und in der vorderen Hälfte des Unterrandes mit in regelmäßigen Abständen stehenden, scharfen Zähnen versehen, die an die bei *Anthophora* usw. vorkommenden erinnern, obwohl die Funktion hier eine andre sein mag, wie denn auch die Entstehung der beiden nichts miteinander zu tun hat. Vermutlich sind sie mit der Verwendung von Harz bei dem Nestbau und dem Abschaben von Pflanzenwolle in Zusammenhang zu bringen. Die Galea unterscheidet sich nicht wesentlich von der von *Chalicodoma* in Fig. 28 wiedergegebenen; doch ist sie schlanker, relativ länger und schärfer gekrümmt. Der Kiefertaster besteht nur noch aus zwei Gliedern. Die Glossa bietet keine Besonderheiten. Sie schließt sich im Bau ebenso wie die von *Trachusa* an die Zunge von *Osmia* und *Chalicodoma* an. Nur die Längen differieren.

Trachusa (*serratulae*).

Oberlippe vorn abgerundet; spärlich mit Haaren besetzt, die bisweilen in Büschel angeordnet sind. Mandibeln mit zwei sekundären Höckern. Stipes schlank. Der Unterrand trägt im proximalen Verlauf lange, feine Fiederhaare, nach vorn dagegen kurze, isoliert stehende Borsten, die als Vorstufe einer Zahnreihe, wie sie sich bei *Anthidium* findet, angesehen werden kann. Die Galea ist etwas weniger reich an Nervenendigungen, als die von *Anthidium* und *Chalicodoma*. Der Kiefertaster besteht aus drei (vier) Gliedern. Die Teilung des Submentum in die zwei Stücke, wie sie bei *Apis mellifica* gefunden werden, ist hier nahezu vollendet. Die Glossa ist lang und schlank; ebenso der Zungentaster, dessen erstes Glied um ein Weniges kürzer ist als das zweite.

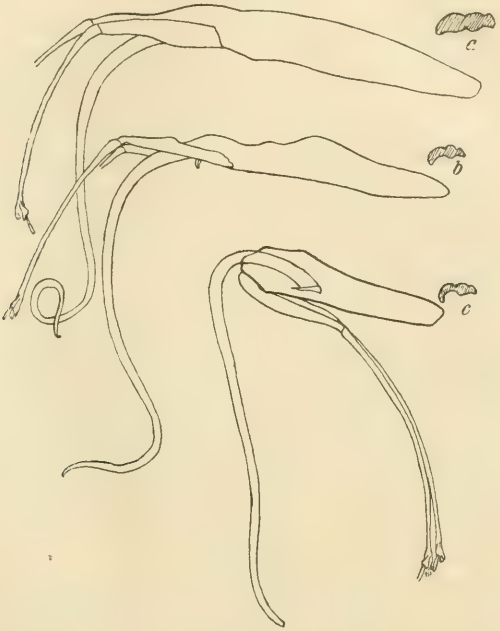
Chalicodoma (*muraria*).

Die Oberlippe ist sehr lang; bei den ♂♂ wesentlich kleiner als bei den ♀♀. Sie läßt bei eingeschlagenen Mundteilen nur noch die untere Hälfte derselben frei. Der Vorderrand ist mit nach der Medianlinie zu konvergierenden Reusenhaaren versehen. Auch hierin zeigen sich sexuelle Unterschiede, ebenso wie auch an den Mandibeln, die bei den

♂♂ kleiner und am Oberrande mit langen, weichen Haaren besetzt sind, während bei denen der ♀♀ eine aus kurzen Borsten bestehende, dichtgestellte Reuse fast die ganze obere Kante entlang läuft. Ein Borstenbüschel findet sich ferner bei beiden Geschlechtern zwischen der Spitze und dem sekundären Höcker. Der Stipes ist weniger schlank, am proximalen Teil des Unterrandes mit derben Fiederhaaren besetzt (Fig. 28). Die Lam. int. ist als vertikal gestelltes Segel sehr stark entwickelt (Korrelation mit der Oberlippe, siehe früher). In der Kehlhaut finden sich häufig kleine weiße Kügelchen, vermutlich Ca-Salze, die beim Bauen Verwendung finden. Die Galea ist relativ kurz und breit. Ihre Strukturzeichnungen bestehen aus einfachen eingekerbten Linien, die auf der Innenlamelle der Lam. vert. nach unten vorn ziehen, am Unterrande sich auf die Außenlamelle fortsetzen und hier nach vorn oben verlaufen. Da die ganze Lam. vert. jedoch durchsichtig ist, so gewinnt sie durch die in der Durchsicht sich kreuzenden Liniensysteme der beiden Flächen ein kariertes Aussehen. Kiefertaster dreigliedrig. Gelenkige Verbindung des Stipes mit dem Segelhalter sehr deutlich (*A*).

Osmia.

Oberlippe nahezu rechteckig, mit seitlich umgeschlagenen Rändern (Fig. 25, 26). (Bei *O. rufahirta* vorn abgerundet.) Die Mandibeln bei den ♂♂ kleiner als bei den ♀♀, meist dreihöckerig, bei verschiedenen Arten sehr variierend. Während die Mandibeln der ♀♀ innerhalb der Art sehr konstante Form zeigen, gilt für die ♂♂ sowohl bezüglich der Größe, als auch bezüglich der Form das Gegenteil (*O. cornuta, bicolor, rufa*). Die Lam. int. ist weniger stark ausgebildet als bei *Chalicodoma*. Die Krümmung der Galea zeigt bei *O. rufa* große individuelle Schwankungen. Im allgemeinen ist sie stärker gekrümmt und schlanker als die von *Chalicodoma* (Fig. 25). Kiefertaster fünf-, (vier-)gliedrig; häufig bei ein und demselben Individuum rechts und links verschieden. Das Zungengrundhorn ragt nach unten um ein Drittel seiner Länge über die Zunge vor. Paraglossen sehr klein. Das erste Glied des Zungentasters ist bei den meisten Arten etwas kürzer als das zweite, das bei *O. adunca* ganz besonders schlank entwickelt ist (Textfig. 11 *c*). *O. bicolor* sei noch hervorgehoben als eine Form, bei der das Submentum sich bereits in zwei Stücke gespalten hat, die nur locker verbunden sind. Im allgemeinen zeigen die Osmien hinsichtlich der Mundteile eine größere Übereinstimmung als ich erwartete, da Friese gerade hier die scharfe Abgrenzung der Arten hervorhebt. Während manche Arten nur schwer aus den Mundteilen zu erkennen wären, und bisweilen, trotz sehr verschiedener Körpergröße oft dieselbe Glossalänge aufweisen (*O. rufa* und *cornuta*, Textfig. 11 *a* und *b*), finden sich allerdings auch einige, die ohne weiteres eine sichere Bestimmung ermöglichen würden, so z. B. *O. adunca*, die, trotzdem sie viel kleiner ist als *cornuta*, diese an Glossalänge doch übertrifft. (Die Körpergröße ist in $^2/_3$ der nat. Gr. angegeben.) Ich werde später darauf zurückkommen.



Textfig. 11.

Heriades (*nigricornis*).

Die Mundteile der ♂♂ sind wesentlich kleiner als die der ♀♀. Die Oberlippe und die Mandibeln, die einzelne ährenförmige Haare tragen, zeigen bei den ♀♀ konstantere Formen als bei den ♂♂. Die Galea der ♀♀ ist kaum gekrümmt, stark chitinisiert, und zwar sowohl die Lam. vert. als auch die Lam. hor., und läuft vorn in eine dolchartige Spitze aus. Die typische Oberflächenstruktur ist nicht mehr zu erkennen, ferner sind die Nervenendapparate sehr spärlich und werden an der Spitze ganz vermißt. Dies alles läßt vermuten, daß man es hier mit einer biologischen Anpassung, jedenfalls an den Nestbau, zu tun hat. Dies wird um so wahrscheinlicher, als bei den ♂♂ nichts von all dem zu finden ist. Hier ist die Galea stärker gekrümmt; die Lam. hor. ist fast gar nicht, die Lam. vert. nur wenig chitinisiert, so daß die Oberflächenstruktur deutlich zum Ausdruck kommt. Die dolchartige Spitze fehlt, und die Nervenendigungen häufen sich nach vorn zu. Anderseits finden wir aber auch bei den ♂♂ eine Neuerwerbung gegenüber den bisher besprochenen Gattungen. Es sind dies die auch andern Formen zukommenden, hier aber stark ausgebildeten und verlängerten Borsten, die hier eher den Namen Stachel verdienen und vereinzelt dem Galearücken an seiner oberen Außenkante aufsitzen. Man darf wohl auch hier eine biologische Bedeutung vermuten. Der Kiefertaster ist dreigliedrig. Die Zunge relativ kurz, das Basalglied des Zungentasters steht dem zweiten Glied an Länge bedeutend nach. Die beiden Endglieder sind seitlich an dem zweiten inseriert.

Heriades ist die niedrigste Form der Bauchsammler, kann jedoch nicht als Ausgangspunkt für die übrigen angesehen werden, wie bisher geschehen, da der Kiefertaster hier stärker rudimentiert ist als bei *Osmia*. Auch macht schon der hier allein auftretende, stark ausgeprägte sexuelle Dimorphismus hinsichtlich der Galea eine Abstammung der andern Gattungen von dieser mindestens sehr unwahrscheinlich.

Urbienen.

Diese umfassen die Gattung *Prosopis* und *Sphecodes*. Die systematische Stellung von *Colletes* ist fraglich; aus praktischen Rücksichten reihe ich sie hier an.

Sphecodes (*gibbus*, ?)

erinnert in seinen Mundteilen sehr an *Halictus*, doch sind sie hier noch etwas primitiver. Die spatelförmige Operlippe bedeckt die eingeschlagenen Mundteile; die Mandibeln sind im Verhältnis zum Kopf sehr groß. In Ruhelage überdecken sie sich gegenseitig auf $^2/_3$ ihrer Länge. Die Unterkiefer lassen sich kaum von denen von *Halictus* unterscheiden (Fig. 36, 22), den einzigen Unterschied bietet die Lam. int., die sich hier etwas schärfer vom Segelhalter abhebt. Die Paraglossen zeigen an ihrem nach unten vorn ziehenden Teil noch nicht die Verbreiterung wie bei *Halictus*, sondern laufen spitz aus (Fig. 35). Die Glossa ist vorn mehr abgestumpft, zeigt jedoch in dem vorderen Teil schon die gleiche Behaarung wie *Halictus*, indem auch hier am freien Ende der Haare eine stockgriffartige Umknickung stattfindet. Der Hypopharynx tritt hier in Form eines abgerundeten Hautlappens auf (Fig. 35 *Hy*), während er bei *Halictus* mit seinem Vorderrande dem Zungengrundhorn entlang verläuft (Fig. 21). Die Artunterschiede sind hier noch geringer als dort und beschränken sich fast ausschließlich auf Größenunterschiede, die denen des ganzen Tierchens proportional sind.

Prosopis (?).

Leider fand ich unter dem mir zur Verfügung stehenden Material nur ein einziges Exemplar mit ausgestreckten Mundteilen, welches sich von den andern durch auffallend kleine Körperform und infolge davon auch durch sehr minutiöse Mundteile auszeichnete. Meine Untersuchungen hinsichtlich der Glossa blieben daher etwas lückenhaft.

Bei Betrachtung der Unterkiefer fällt auf, daß hier die Lam. vert. und hor. durch einen Einschnitt voneinander getrennt sind (Fig. 34 *b*). Beide sind sehr kurz und von dem sechsgliedrigen Kiefertaster überragt. An der Basis sitzt ein mächtig entwickelter Kamm. Das Submentum stellt eine dreieckige Platte dar. Die Glossa ist herzförmig und zeigt ventral und dorsal an der Mittellinie eine Furchung (Fig. 33). Die Geschmacksknospenzone erstreckt sich seitlich bis gegen die Spitze der Paraglossen, die sehr stark entwickelt sind und am Ende sich löffelartig verbreitern. Außerdem glaube ich jederseits einen seitlich der Glossa ansitzenden, nach vorn schauenden kleinen Zipfel gefunden zu haben, die den bei *Colletes* beschriebenen entsprechen würden. Doch hoffe ich bei dem phylogenetischen Interesse, das dieses Gebilde besitzt, bald Bestimmteres mitteilen zu können. Die Zunge von *Prosopis* wird beim Einschlagen nicht, wie Müller angibt, einfach nach rückwärts umgeschlagen, sondern es finden schon hier im Prinzip dieselben Krümmungen statt, wie bei den höchstentwickelten Apiden.

Während in *Prosopis* meist die Urbiene gesehen wird, von der die Bauchsammler und auch einige Beinsammler abzuleiten sind (Friese), glaubt Verhoeff sie nur als die Vortsufe von *Colletes* ansprechen zu dürfen. Die Mundteile lassen wohl eine Ableitung sämtlicher Apiden von *Prosopis* möglich erscheinen, während eine besonders nahe Verwandtschaft mit *Colletes* nicht zu konstatieren ist (s. *Colletes*). Bezüglich des von Friese hypothetisch aufgestellten Stammbaumes muß ich mein Bedenken aussprechen über die vollständige Isolierung der Gattungen *Ceratina* und *Xylocopa*, von *Anthophora* und *Eucera*. Die allen gemeinsamen indifferenten Merkmale fordern auch einen gemeinsamen Ursprung.

Colletes (*cunicularius*).

Oberlippe herzförmig, mit starken Borsten versehen. Die Unterkiefer erinnern an die von *Andrena* (Fig. 30 u. 19). Die Lam. int. liegt vorn dem Stipes auf. Der Segelhalter setzt sich hier wie dort aus zwei Stücken zusammen, die an der Verbindungsstelle mit dem Stipes ineinander übergehen; beide Male inseriert er in der Mitte des Mentum (Fig. 29). Die Lam. vert. der Galea ist mit zahlreichen Randborsten besetzt und vorn stark verbreitert. An der Basis der Galea ist ein Kamm entwickelt. Kiefertaster sechsgliedrig. Das Submentum besteht aus einer dreieckigen Platte (Fig. 29), aus der sich bereits deutlich zwei laterale und eine mediane Spange herausdifferenziert haben. Ganz eigenartig ist hier die Glossa gestaltet. Ich habe sie in Fig. 29 der Deutlichkeit wegen als einfache Lamelle wiedergegeben, während sie in Wirklichkeit ebenso wie alle andern Zungen aus zwei Wandungen besteht, die einander dicht anliegen, und einen Nerven und Tracheen enthaltenden, allseitig gegen außen abgeschlossenen Raum einschließen. Die seltsame Form veranschaulicht man sich am besten, wenn man sich vorstellt, daß gegen die Basis zu ein Querschnitt etwa die Form eines Hufeisens ergibt, dessen freie Schenkel nach unten zeigen, gegen die Spitze zu jedoch sich mehr der Gestalt eines griechischen Ω nähert. Das Zungenbein ist wohl entwickelt, läßt aber während des ganzen Verlaufes die paarige Entstehung erkennen. Nach vorn zu bietet es im Querschnitt die Form einer nach unten sehenden 3. Bevor es das Ende der Zunge erreicht, verflacht es sich und verliert seine scharfe Umgrenzung. Die Zungenbeinhörner, sowie die Zungengrundhörner sind wohl entwickelt (Fig. 32). Ebenso die Horizontalspange x (nach oben hin abgerissen). Präpariert man die Glossa vorsichtig an der Basis ab, und ebenso die Paraglossen, so sieht man, wie sich der Zungengrund seitlich nach vorn in einen Zipfel (z) auszieht, der von außen der Zunge dicht anliegt und daher kaum gesehen werden kann, solange diese erhalten ist. (Von dem Sternchen ab nach oben hin setzt die Glossa an.) Über die Bedeutung dieser Spitze, siehe früher. Die Geschmacksknospenzone verläuft von oben hinten nach unten vorn bis nahe zu diesem zipfelförmigen Anhang. Die natürlich auch hier gegliederte Glossa ist dicht mit langen Haaren besetzt, die ihr ein zottiges Aussehen verleihen. Nahe dem Vorderrande ist sie, diesem parallel laufend, von einem Gürtel Tastpapillen umzogen. Die Paraglossen sind an der Basis breit, stark chitinisiert und tragen am oberen Rande starre, regelmäßig angeordnete Sinneshaare (Fig. 31). Nach vorn unten enden sie in ein Gebilde, das in Form und in der Anordnung der Sinneshaare vollständig dem Löffelchen der Bauchsammler entspricht. Die Form der Glossa, wie auch die der Paraglossen steht wohl in engstem Konnex mit dem Nestbau. Die Gewohnheit, den Gang mit erbrochenem Schleim auszukleiden (Friese, Schenk), mag wohl Veranlassung zu der seltsamen Form und eigentümlichen Behaarung der Zunge gewesen sein, während die hieraus resultierende geringere Blumentüchtigkeit derselben zu der stärkeren Entwicklung der Paraglossen geführt haben mag. Daß die Hauptmenge des Honigs auf der sehr breiten Zunge den schmalen Weg zwischen Glossa und Paraglossen benutzt, scheint mir zunächst aus dem Reichtum des Paraglossenendes an Sinneshaaren hervorzugehen, dann aber auch aus der Anordnung der Geschmacksknospen entlang dieser Rute. Dasselbe gilt auch für *Prosopis*, die ihre Zelle aus erhärtetem Schleim herstellt (Friese) und hierbei vermutlich auch die Glossa benutzt. Nur ist hier die Anpassung nicht so ausgeprägt.

Sehr viel Schwierigkeit hat bisher die systematische Einordnung von *Colletes* bereitet. Kirby bezeichnet sie als mit *Prosopis* nahe verwandt, Müller läßt sie sich selbständig aus *Andrena* entwickeln, Friese dagegen neigt wieder mehr zur ersten Ansicht, ohne jedoch die Anknüpfungspunkte an *Andrena* zu verkennen. Den Mundteilen nach möchte ich sie entschieden *Andrena* näher stellen als *Prosopis* und in ihnen eine selbständige, durch biologische Verhältnisse von den übrigen stark abweichende, sich dagegen *Prosopis* nähernde Abzweigung sehen, die mit *Andrena* eine gemeinsame Wurzel hat.

Schmarotzerbienen.

Allgemeine Charaktere lassen sich nicht aufstellen, da die einzelnen Gattungen vermutlich von den verschiedensten Gruppen abgezweigt sind. Von *Coelioxys* abgesehen, zeigen sie alle eine beginnende, teilweise auch schon ziemlich fortgeschrittene Rudimentation, die sich allgemein schon durch mehr abgerundete Formen kund gibt. Bezüglich der Länge der Mandibeln (die Form läßt sich nur vergleichen, wenn sie genau gleich orientiert sind) konnte ich stets bei den ♀♀ Differenzen zwischen rechts und links feststellen (*Pasites! Nomada succincta!*), ein deutliches Zeichen von beginnender Rudimentation (Ausnahme: *Epeolus*; nur ein Exemplar untersucht), während ich bei den ♂♂ auch bei *Nomada*, wo ich sie in reicher Zahl zur Verfügung hatte, derartiges nicht beobachten konnte, wohl aber bei denen von *Stelis* und *Coelioxys*, bei denen die Mandibeln wie bei den Bauchsammlern nicht zum Festhalten des ♀ dienen. Die Rudimentation bei den ♀♀ erklärt sich daraus, daß sie die Mandibeln nicht mehr beim Nestbau benötigen. Es sei hier noch darauf hingewiesen, daß ein Vergleich der Mandibeln verschiedener Individuen keine sicheren Resultate gibt, da bei niederen

Formen, zu denen *Nomada* noch zu zählen ist, die Größe der Mundteile immerhin noch einigermaßen eine Proportionalität zu der Körpergröße erkennen läßt. Das Verhältnis der Mundteile der Schmarotzerbienen zu denen der betreffenden Wirtsbienen werde ich später eingehender erörtern und daher hier beiseite lassen.

Melecta (*armata*).

Stipes (Fig. 37) länglich oval, wenig behaart und von der langgestreckten, fast kahlen Lam. int. überlagert. Die Galea erinnert in ihrer Form an die der höchsten Beinsammler. Besondere Beachtung verdient eine kleine Ausbuchtung am Unterrand der Lam. vert. Der Taster ist fünfgliedrig. Das Submentum unterscheidet sich nicht von dem von *Eucera*. Auch die Paraglossen, die bei *Eucera* allein eine bedeutende Länge erreichen, zeigen hier eine ähnlich starke Entwicklung und denselben Bau. Sie reichen bis zu der Mitte des zweiten Zungentasters. Ferner finden wir hier auch die schwach entwickelten proximalen Zungenbeinhörner von *Eucera* wieder. Auch das Längenverhältnis der Zungentasterglieder ist beidemal dasselbe. Beachtet man nun noch, daß die kleine Ausbuchtung an dem Unterrande der Galea wohl kaum lebenswichtig ist, da der ganze Unterkiefer überhaupt bereits in Rudimentation begriffen ist, und daß man daher in ihr nur die Spuren eines bereits rückgebildeten, früher stärker ausgeprägten Gebildes sehen kann, so scheint bei einem Vergleich mit der vorn eingeschnittenen Galea von *Eucera* (Fig. 7) eine Verwandtschaft der beiden wohl kaum mehr zweifelhaft, während anderseits einer Ableitung von *Chalicodoma* hinsichtlich der Mundteile nicht zu beseitigende Schwierigkeiten entgegen stehen würden.

Crocisa (*ramosa*).

Der Unterkiefer erinnert in seiner Gestalt ganz an *Melecta*, nur läßt die Galea die kleine Ausbuchtung am Unterrande vermissen. Der Kiefertaster ist stark rudimentiert und besteht nur noch aus zwei Gliedern. Die Lam. int. sowie das Submentum unterscheidet sich kaum von dem von *Melecta*. Der Zungenmantel setzt sich vorn auf das Löffelchen fort. Die Paraglossen sind auffallend lang, ohne jedoch denen von *Melecta* gleich zu kommen, und laufen vorn spitz zu. Auch das proximale Zungenbeinhorn findet sich hier noch in unverkennbaren Spuren. Das Basalglied des Zungentasters übertrifft das zweite an Länge.

Epeolus (*variegatus* ♀).

Hier finden wir eine schon weiter fortgeschrittene Rudimentation. Der Stipes (Fig. 38) entbehrt fast jeder Behaarung; sein Unterrand ist etwas nach innen geschweift. Galea vorn abgerundet; Lam. hor. schwach entwickelt. Der Kiefertaster besteht aus zwei Gliedern, von denen das erste nur schwach chitinisiert ist. Lam. int. und Submentum wie bei *Crocisa*. Das Zungenbein hört mit dem Zungenmantel auf (Fig. 39), wodurch die Glossaspitze einen stark rudimentierten Eindruck macht. Glossa mäßig lang und gedrungen, proximale Zungenbeinhörner nachweisbar. Die Paraglossen sind kurz. Das erste Tasterglied länger als das zweite.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen *Melecta*, *Crocisa* und *Epeolus* sind unverkennbar, und ich stimme hierin vollkommen mit Friese überein, der in der Behaarung usw. Anhaltspunkte hierfür gewonnen hat. Da mir jedoch hinsichtlich der Abstammung der Gattung *Melecta* allein *Eucera* in Betracht zu kommen scheint, so würden sich demnach *Eucera—Melecta—Crocisa—Epeolus* annähernd in direkter Folge einander anreihen.

Coelioxys (*afra*, *conoïdea*, ?), *Stelis* (*nasuta* ♂, *aterrima* ♂).

Ganz isoliert unter den Schmarotzern stehen *Coelioxys* und *Stelis* da, die zweifellos von den Bauchsammlern abzuleiten sind, ohne daß sich jedoch, auf die Mundteile allein gestützt, feststellen ließe, ob *Coelioxys* von *Chalicodoma*, *Stelis* aber von *Anthidium* abstammt. Die Mundteile beider zeigen den typischen Bau der Bauchsammler. Der Clypeus ist bei *Coelioxys* am Vorderrande mit dicken, kurzen Fiederhaaren dicht besetzt und erinnert so, unter dem Mikroskop gesehen, lebhaft an ein Kornfeld. Die Unterkiefer bieten *Chalicodoma* gegenüber nichts Besonderes, nur sind die Nervenendigungen weniger zahlreich. Der Taster ist drei-(vier-)gliedrig. Das Basalglied des Zungentasters ist kurz und breit. Rudimentation der Mundteile ist nicht zu erkennen.

Stelis nasuta ♂. Oberlippe sehr lang, schwach chitinisiert. Die Mandibeln in Rückbildung, faustförmig. Stipes wenig behaart, die Zahnreihe von *Anthidium* gänzlich verschwunden. Galea scharf gekrümmt und sehr schlank. Kiefertaster zweigliedrig. Die Unterlippe unterscheidet sich nicht von der von *Anthidium*, nur ist die Zunge und der Zungentaster kürzer. *Stelis aterrima* ♂: Oberlippe stark chitinisiert und stark behaart. Mandibeln dreihöckerig, lassen keine Rudimentation erkennen. Galea kürzer als bei *nasuta* und schärfer gekrümmt.

Kiefertaster viergliedrig. Glossa plumper und kürzer, ebenso der Zungentaster, dessen erstes Glied bedeutend kürzer ist als das zweite.

Pasites (*maculatus*).

Leider hatten die beiden Exemplare, die mir zur Verfügung standen, die Zunge eingeschlagen. Man hat es hier mit ursprünglich hoch entwickelten, aber bereits stark rudimentierten Mundteilen zu tun. Die Mandibeln sind in beiden Geschlechtern gleich gestaltet. Sekundäre Erhebungen fehlen. Cardines sehr breit. Stipes gestreckt, von der kaum noch zu erkennenden Lam. int. überlagert. Galea in Form an *Chalicodoma* erinnernd. Läßt Oberflächenstruktur erkennen, wenn auch infolge starker Chitinisierung wenig gut. Lam. hor. stark entwickelt. Der Kiefertaster stellt nur noch einen kleinen Chitinhöcker dar. Die samt dem Löffelchen rudimentierte Glossaspitze ist schwarzbraun chitinisiert. Basalglied des Zungentasters länger als das zweite. Über die noch sehr dunkle systematische Stellung geben die Mundteile keinen Aufschluß, obwohl sie mehr Beziehungen mit den Bauchsammlern erkennen lassen. Wohl aber bestätigen sie die Verwandtschaft mit

Biastes (*brevicornis* ♀).

Mandibeln zweiteilig. Oberlippe rund, Stipes länglich, nach vorn sich stark verjüngend. Lam. int. kaum noch zu erkennen. Galea wie bei *Pasites*, nur weniger stark gekrümmt. Kiefertaster fünfgliedrig. Unterlippe wie bei *Pasites*, doch ist die Zungenspitze erhalten. Es ist also hier, wie auch hinsichtlich des Kiefertasters, die Rudimentation noch nicht so weit fortgeschritten wie bei *Pasites*. Damit ist aber auch eine Ableitung der Gattung *Biastes* von *Pasites* ausgeschlossen, wenn auch die Verwandtschaft der beiden nicht zu verkennen ist.

Nomada.

Unter allen den genannten Schmarotzerbienen zeigt *Nomada* die primitivsten Mundteile. Die einzelnen Arten unterscheiden sich nur durch Größe und den Grad der Rudimentation. Die Oberlippe ist groß, wenig chitinisiert, die Mandibeln meist mit sekundärem Höcker, die der ♂♂ dolchförmig, die der ♀♀ etwas größer, vorn abgestumpft. Stipes langgestreckt (Fig. 40). Galea vorn mit scharfer Krümmung. Lam. hor. sehr gut entwickelt. Kiefertaster sechsgliedrig, überragt die Galea. Submentum wie bei den höheren Beinsammlern. An der Unterlippe sind hervorzuheben: die in eine feine, häutige Spitze sich ausziehenden Paraglossen, das gut entwickelte Löffelchen, das an seinem

Rande einen Kranz von Sinnesborsten trägt, bisweilen jedoch schon beginnende Rudimentation erkennen läßt (*N. succincta*, Var. *ruficornis*) und die Zungentaster, deren letzte drei Glieder nahezu gleich lang sind. Diese, sowie die primitive Form der Unterkiefer, insbesondere der Galea und des Kiefertasters, machen eine Ableitung von *Epeolus*, wie bisher geschehen ist, unmöglich. Vermutlich hat *Nomada* ihren Ursprung gemeinsam mit *Ceratina* von einer *Systropha* nahestehenden, aber schon höher als diese entwickelten Form genommen.

Anpassung an die Blumen.

Ch. C. Sprengel hat in seinem Werk »Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und der Befruchtung der Blumen« (1793) zum ersten Male auf die Beziehungen hingewiesen, die zwischen der Befruchtung der Blütenpflanzen einerseits und den sie besuchenden Insekten anderseits bestehen. Nachdem lange Zeit später Darwin diese Frage wieder aufgegriffen hatte, folgten ihm bald eine Reihe Forscher, die immer mehr in den geheimnisvollen Bau der Blüte eindrangen und dabei immer fester zu der Überzeugung kamen, daß die Blumen bis in die Einzelheiten des Baues und der Farbe eine Anpassung an die sie besuchenden Gäste bedeuten. Dasselbe gilt aber auch von den Mundteilen der Insekten, die auf Nektargewinn notwendig angewiesen sind. Doch nicht nur die gegebenen Anpassungen waren es, die vielfach studiert wurden, auch die Frage nach dem Zustandekommen derselben erregte lebhaftes Interesse. Nägeli sah die Ursache der Blütenentstehung in einem dauernden Reiz, der durch das Insekt ausgeübt wird, während die Selection nach ihm gerade die umgekehrte Wirkung hervorrufen müßte, indem jede längere Blumenröhre die Befruchtung verhindern und dadurch ausgeschaltet werden sollte. Weismann hat ihm im Jahre 1886 an der Hand des größtenteils von H. Müller festgelegten Tatsachenmaterials geantwortet und seine Behauptung als irrig nachgewiesen. Zugleich zeigte er, daß statt einem dauernden Reiz sehr wohl für die Entstehung der Blumen Selection in Betracht kommen kann und auch ausschließlich in Betracht kommt; denn es besteht hier nicht, wie Nägeli meint, ein Wettkampf »zwischen der Blume und dem sie besuchenden Schmetterling, sondern zwischen diesen beiden und den übrigen Besuchern der Blume, welche ausgeschlossen werden sollen«.

Im vorliegenden sei es mir nun gestattet, an der Hand der vorausgegangenen morphologischen Untersuchung die Anpassung der solitären Apiden an den Nektargewinn und die Möglichkeit der Entstehungsweise dieser Anpassung eingehender zu betrachten.

Der Weg, der bei der Anpassung an den Blumenbesuch eingeschlagen wurde, ist ein doppelter: Einmal die Ausbeutung mittels einer unpaaren Zunge, die dann lediglich in diesem Dienste steht und hierin eine große Vollkommenheit erreicht, wobei die Paraglossen nur Hilfsmittel der Glossa darstellen, und zweitens die Ausbeutung durch die paarigen Paraglossen, während die Zunge selbst hier in erster Linie eine Anpassung an den Nestbau darstellt (*Colletes*, *Prosopis*). In beiden Fällen entwickelt sich an der Spitze des nektaraufnehmenden Organs ein Löffelchen von typischem Bau (Paraglossen und Glossa), wie denn wohl ein Gebilde von den verschiedensten Organen aus entstehen kann, je nachdem seine Bildung hier oder dort von Vorteil ist. (Vgl. auch Chitinzähne am Stipes und an dem Galea-Kamm.)

Während *Colletes* und *Prosopis* noch sehr wenig blumentüchtig sind, finden wir in der andern Gruppe alle Übergänge bis zu den höchstangepaßten Mundteilen. Daß diese schon in ihrem Bau ganz allgemein einen vortrefflich angepaßten Apparat darstellen, wie derselbe durch die verschiedenen Einschlag- und Rückziehvorrichtungen am Zungengrunde und an dem Aufhängeapparat (Cardines, Submentum) je nach Bedürfnis mehr oder weniger eingezogen werden kann, ist bereits zu Anfang erörtert worden. Ich erinnere ferner noch an die vorteilhaften Begleiterscheinungen, die der Einschlagmechanismus der Zunge bietet, und an die Anpassung der niederen Formen an den Pollengewinn mittels des Kammes der Galea, der überall da auftritt, wo die Körperbehaarung noch nicht seine Rolle zu übernehmen imstande ist. Jedoch auch die feineren Differenzen der Mundteile, wie wir sie zwischen verschiedenen Gattungen und innerhalb derselben finden, lassen sich als Anpassung an verschiedene Blüten erkennen.

Zunächst können wir bei den Höherentwickelten zwei Typen unterscheiden: während uns nämlich bei den Beinsammlern eine gerade gestreckte Galea, mit einer langen, unter ihr frei hervorragenden Zunge entgegentritt, finden wir bei den Bauchsammlern eine scharf gekrümmte Galea, die die Zunge auf ihre größte Länge umscheidet. Drücken wir das Verhältnis der Länge der freien Zungenspitze, gerechnet von der Spitze der Galea bei vorgestrecktem Rüssel, zu der Länge der von der Galea bedeckten Glossa in Zahlen aus, so ergibt sich nebenstehende Tabelle.

Wir ersehen hieraus, daß bei den hochentwickelten Beinsammlern nur ein kleiner Bruchteil der Gesamtzungenlänge innerhalb der von der Galea gebildeten Scheide liegt, während über $^2/_3$ der ganzen Zungenlänge (*Anthophora acerv.*) frei hervorragt. Die der Osmien dagegen

		Länge der freien Zunge	Länge der bedeckten Zunge
Beinsammler:	*Anthophora acerv.*	6 mm	$2^3/_4$ mm
	Anthophora crinipes	$4^1/_2$ »	2 »
	Anthophora retusa	$5^1/_2$ »	3 »
	Anthophora tarsata	5 »	3 »
Bauchsammler:	*Osmia rufa*	$1^3/_4$ mm	2 mm
	Osmia cornuta	2 »	2 »
	Osmia bicolor	2 »	2 »
	Osmia fulviventris	2 »	$2^1/_2$ »
	Chalicodoma muraria	2 »	2 »
	Heriades nigricornis ♂	1 »	$1^1/_5$ »

befinden sich meist über die Hälfte innerhalb der Galeascheide. Berücksichtigt man, daß die Bienen die Hauptquantität des Nektars vermittels der äußeren Behaarung der Glossa gewinnen, so finden die Verhältnisse ihre finale Erklärung darin, daß die Mundteile der Beinsammler durch Anpassung an Blüten entstanden sind, in denen die Zunge keine eingeengten Stellen oder enge Röhren zu passieren hat. Dies gilt in erster Linie von den Labiaten, die hauptsächlich von höherentwickelten Beinsammlern heimgesucht werden. Anderseits bedürfen die Bauchsammler, die überall eine große Vorliebe für Papilionaceen zeigen, einen bis in die Nähe der Spitze geschützten Rüssel, wenn ihnen nicht ein großer Teil des Honigs beim Herausziehen des Rüssels aus der Blüte wieder abgestreift werden soll. (Für *Heriades* kommt Campanula in Betracht, wo die Nektarien von den verbreiterten Basalteilen der Staubgefäße bedeckt sind.) Jedoch nicht nur im großen finden sich bei den verschiedenen Gruppen verschiedene Anpassungscharaktere, auch im kleinen können wir Differenzen, die sich innerhalb einer Gattung bemerkbar machen, häufig als aus Anpassung entstanden nachweisen, wie es auch bei einem so hochwichtigen Organkomplex zu erwarten ist, zumal da hier jede Veränderung doppelt Bedeutung gewinnt, nämlich einmal für das Individuum selbst, und dann für die Nachkommenschaft, deren Entwicklung auf die Blumentüchtigkeit der Mutter angewiesen ist. Sehen wir uns zunächst bei den niederen Formen um.

Während der Bau der Zunge von *Halictus* bei den untersuchten Arten, die alle noch keine Lieblingsblumen besitzen, nur geringe Abweichungen erkennen läßt, sind anderseits die Größenunterschiede der ganzen Mundteile sehr beträchtlich, und eine nähere Untersuchung lehrt, daß das Größenverhältnis der Mundteile genau dem der Körpergröße entspricht. Dies gilt selbst innerhalb der Arten für die einzelnen Individuen ebensogut, wie für Individuen verschiedener Arten. Die Größe der Mundteile wird also hier lediglich durch die Körpergröße bestimmt, was natürlich nur möglich ist, wenn Blumen mit geringer Honigbergung besucht werden, da hier jedes Individuum etwa entsprechend seiner Körpergröße Honig zu gewinnen imstande ist. Sobald aber die gegenseitige Anpassung weiter fortschreitet, so kann die Körpergröße allein nicht mehr die Größe der Mundteile bestimmen. Denn bei den Hummelblumen wird nun nicht mehr ein kleiner Saugrüssel der Länge entsprechend weniger aufnehmen als ein großer, sondern entweder gleich viel, oder, sobald eine bestimmte Grenze überschritten ist, gar nichts mehr. Dementsprechend finden wir bei allen höher entwickelten Mundteilen bis zu einem gewissen Grad eine Unabhängigkeit der Rüssellänge von der Körpergröße. (Erwähnt sei hier gleich, daß innerhalb der Art bei den höheren Formen die Körpergröße immer konstanter zu werden scheint.) Aus den in Textfig. 11 gegebenen Umrißzeichnungen läßt sich entnehmen, daß z. B. *Osmia cornuta* und *rufa*, da sie dieselben Blüten anfliegen (Lotus, Hippocrepis usw.), auch nahezu die gleiche Rüssellänge besitzen, obschon der Unterschied in der Körpergröße ein ganz bedeutender ist. Anderseits aber zeigt *Osmia adunca* einen längeren Rüssel und auch längere Zungentaster als *Osmia cornuta*, obwohl diese weitaus größere Körperform aufweist als jene. *Osmia adunca* aber fliegt, nach Friese, »wohl ausschließlich an Echium«. Leider hatte ich nur Exemplare mit eingeschlagenem Rüssel zur Verfügung; ausgestreckt würde die Zunge noch, wie zu Anfang gezeigt, um $^1/_6$ ihrer Länge gewinnen. Wenn wir aber beobachten, daß die Arten, die dieselben Blumen anfliegen, nahezu gleichlangen Saugapparat besitzen, trotz verschiedener Körpergröße, andre Arten jedoch, die andre Blüten ausschließlich besuchen, auch in der Länge der Mundteile abweichen und wie in unserm Falle, sogar direkt entgegengesetzt dem Verhältnis der Körpergröße, so können wir in den verschiedenen Rüssellängen nur eine Anpassung an die Blumen sehen. Es scheint mir dies in vielen Fällen die einzige Möglichkeit zu sein, kleinere Differenzen im Bau, Länge usw. als Anpassung nachzuweisen, da bei direkter Betrachtung der Blumen meist nur allgemeine Schlüsse möglich sind. Denn es kommt nicht nur in Betracht, wie weit der Kopf der Biene in die Blumenkrone vorgeschoben werden kann, sondern auch die Kopfhaltung spielt bis zu gewissem Grade mit, dann das gewaltsame Auseinanderdrängen der Blütenteile, das besonders bei den Papilionaceen eine direkte Berechnung der nötigen Rüssellänge ausschließt. Wenn aber verschiedene Arten derselben Gattung insoweit verschiedene Mundteile besitzen, als sie besondere Lieblingsblumen haben, so scheint mir die Annahme, daß diese Differenzen durch spezielle Anpassung entstanden sind, nicht unbegründet zu sein, auch wenn wir es rechnerisch nicht belegen können. Es scheint mir daher viel zu weit gegangen, wenn KNUTH in seiner Blütenbiologie zu dem Resultat kommt, die Blumenauswahl sei mindestens ebenso sehr vom Nestbau, früher oder später Flugzeit, besonderer Vorliebe der Larven oder der erwachsenen Insekten für Pollennahrung usw. abhängig, als von dem Rüsselbau und der Rüssellänge. Was speziell den Nestbau betrifft, so beeinflußt er die nektargewinnenden Mundteile nur bei *Prosopis* und *Colletes*. Bei allen übrigen sind es nur die Mandibeln und die die Mundteile beim Bauen schützende Oberlippe, die in ihrer Gestalt vom Nestbau abhängig sein können; die Glossa selbst ist dabei stets eingeschlagen und hat nichts damit zu tun. Auch bei *Xylocopa* und *Heriades*, wo vermutlich die Galea beim Nestbau Verwendung findet, ist nicht einzusehen, daß dadurch auch die Glossa verändert werden sollte. Und selbst wenn dies der Fall wäre, so würde eben in diesen Fällen die Zungenlänge noch von einem zweiten Faktor abhängig sein, ohne daß dadurch der erste — Anpassung an Nektargewinnung in Wegfall käme; er könnte nur eine weitere Einschränkung erfahren.

Auch die übrigen von KNUTH angeführten Faktoren können die Rüssellänge nicht bestimmen. Die besondere Vorliebe für Pollennahrung kann deshalb nicht in Betracht kommen, weil wir keine Apiden kennen, die die Larven ausschließlich mit Pollen füttern, wohl aber solche, die ausschließlich Nektar verwenden. Alle sind also auf Nektargewinn angewiesen. Das Sammeln von Pollen hat aber bei den höheren Apiden gar nichts mehr mit den Mundteilen zu tun und geschieht häufig auf ganz andern Blüten (Weiden usw.), als auf denen, die sie des Nektars wegen besuchen. Bei den niederen Formen aber, wo man allenfalls diesen Faktor geltend machen könnte, besteht überhaupt noch keine spezielle Anpassung. Sie kommen also auch hier nicht in Betracht. Übrigens ist bei alledem nicht ausgeschlossen, daß manche Bienen zwar nicht durch den Pollen, sondern durch den Nektar einer Pflanze abgestoßen, diese nicht besuchen, wie es auch bisweilen wirklich der Fall zu sein scheint. Dies kann aber dann nur zur Folge haben, daß die Biene, die infolge ihres Rüsselbaues n Pflanzenarten besuchen könnte, nun auf $n—x$ eingeschränkt ist, wobei x die Anzahl der Pflanzen darstellt, deren Nektar der Biene nicht zusagt. KNUTH scheint sich dagegen vorzustellen, daß die Biene diesen Verlust der xPflanzen sich dadurch zu ersetzen sucht, daß sie nun andre beliebig gebaute Blüten besucht. Seine Behauptung wird übrigens schon durch seine eigne Tabelle, die Rüssellänge betreffend, in Frage gestellt. Ich lasse sie hier folgen:

	Rüssellänge
Prosopis	1—1,25 mm
Halictus	1,5—6,0 »
Andrena	2,0—7,0 »
Eucera	10—12 »
Anthophora retusa	15—17 »
Anthophora acerv.	19—21 »

Es spricht doch schon gegen Knuths Ansicht, daß bei *Halictus* und *Andrena* so überaus große Differenzen gefunden werden (die geringe Schwankung bei *Prosopis* ist Folge der Artenarmut), während bei den höher entwickelten die Unterschiedsgrenzen absolut und noch mehr relativ geringer werden. Und zwar treten große Differenzen nur unter den verschiedenen Gattungen auf, entsprechend dem Blumenbesuch, der innerhalb einer Gattung im großen und ganzen ein ähnlicher ist. Auf der Ansicht Knuths basierend, wäre wohl kaum eine befriedigende Erklärung dieser Verhältnisse möglich. Knuth sagt ferner an andrer Stelle »die Blumenstetigkeit der langrüsseligen Apiden ist eine sehr große«. Wie wäre aber das zu erklären, wenn nicht durch die Annahme, daß eben die langrüsseligen Apiden die speziellste Anpassung von allen zeigen, daß sie eine bestimmte Pflanze deshalb bevorzugen, weil sie aus ihr am bequemsten und infolge des Ausschlusses andrer auch am sichersten den Nektar gewinnen. Am bequemsten aber, weil ihr Rüssel am besten an diese Blume angepaßt ist; am sichersten aber, weil andre diese Quelle nicht besuchen können, da hierzu eine bestimmte Anpassung nötig ist, nämlich die, die die betreffende Bienenart eben besitzt.

Ferner beweist auch die Tatsache, daß mit der Rudimentation der Mundteile der Schmarotzerbienen, auf die ich später noch zurückkommen werde, eine Abnahme des Besuches von Bienenblumen zusammenfällt, daß jede Änderung der Mundteile auch den Besuch andrer Blüten fordert. Endlich sei noch darauf hingewiesen, daß jedesmal die Teile, die für das Individuum keinen Selectionswert besitzen, eine große Inkonstanz der Form und Größe zeigen: so die Oberlippe der ♂♂, die Mandibeln der ♂♂ bei den Bauchsammlern, und überhaupt überall da, wo sie nicht zum Ergreifen und Festhalten des ♀ dienen. Ferner die Mandibeln der ♀♀ bei *Nomada*, die als Schmarotzerbiene ihrer nicht mehr bedarf, während es hier die der ♂♂ sind, bei denen jede Änderung Selectionswert hat, da sie ihnen bei der Begattung nötig sind; ebenso treten die Kämme, die den ♀♀ zum Pollensammeln dienen, bei den ♂♂ in verschieden starker Ausbildung, stets aber schwächer als bei den ♀♀ auf, und die Kiefertaster, die bei beiden Geschlechtern wertlos geworden sind, weisen oft an demselben Individuum rechts und links eine verschiedene Anzahl Glieder auf. Anderseits aber zeigen die Teile, die Selectionswert haben, ein strenges Festhalten an Größe und Form, und die individuellen Schwankungen sind hier nur äußerst gering. So die Mandibeln der ♀♀, abgesehen von den Schmarotzerweibchen; dann die Mandibeln der ♂♂, da wo sie zum Festhalten der ♀♀ gebraucht werden, ferner der Kamm der ♀♀, die Zahnreihe am Unterkiefer und der überaus feine Mechanismus am Zungengrund, der das Einschlagen ermöglicht. Wenn man aber aus einer großen Konstanz auf den Selectionswert einer Abänderung schließen darf, so gilt dies in erster Reihe auch für die Glossa, bei der ja nach Knuth Abänderung innerhalb ziemlich großer Grenzen bedeutungslos sein müßten, die aber, dem widersprechend, bis in die minutiösesten Feinheiten des Löffelchens eine große Beständigkeit aufweist. Hat aber, wie hieraus folgt, jede Abänderung Selectionswert, so ergibt sich weiter, daß die Zunge bis in ihren feinsten Bau eine Anpassung darstellt; und zwar, um einem Mißverständnis vorzubeugen, kann diese Anpassung ebensogut in einer Anpassung an eine Gruppe von Pflanzenarten oder auch mehrerer Gattungen (*Apis mell.*) bestehen, wie an eine einzelne Art (*Osmia adunca*).

Wenn wir nun aber sehen, daß selbst die Differenzen, die die Mundteile innerhalb derselben Gattung bei den verschiedenen Arten aufweisen, nur auf Anpassung an den Blütenbesuch zurückgeführt werden können, so liegt es nahe, auch eine Erklärung der Entstehungsweise dieser Anpassung versuchen zu wollen. Sehen wir zuerst, ob diese durch Selection allein möglich ist, um später auch noch die andern Faktore, die eventuell als Ursache für das Entstehen von Anpassungen in Anspruch genommen werden könnten, in ihrer Anwendung auf diesen speziellen Fall in aller Kürze einer Betrachtung zu unterziehen.

Es ist ohne weiteres einzusehen, daß jede gegenseitige Anpassung für die Blume Selectionswert hat, insofern, als die betreffende Pflanze sich nun viel sicherer fortpflanzt als die andern. Dasselbe gilt auch für die Bienen, soweit es den ersten Schritt der Anpassung betrifft, da hierdurch das große Heer der Dipteren als Konkurrent ausgeschlossen wurde. Jede Abänderung mußte innerhalb dieser ersten großen Stufe

Selectionswert besitzen, weniger dadurch, daß das betreffende Individuum besser vor dem Hungertod geschützt wurde, als vielmehr dadurch, daß es in derselben Zeit mehr Futter gewinnen und infolgedessen mehr Zellen mit Eiern und Futter belegen konnte. Aus einer Zunahme der Fruchtbarkeit der Angepaßteren resultiert notwendig die allmähliche Elimination der übrigen. Wenn aber diese erste Stufe nun erreicht ist, welche aus einer weiteren Längenzunahme der Zunge erwachsende Vorteile vermögen in dieser Hinsicht auch weiterhin eine wirksame Selection zu schaffen? Scheint es nicht, als ob das Optimum der Rüssellänge bei *Anthophora* usw. bereits überschritten wäre, da die in jeder Hinsicht am höchsten entwickelte *Apis mell.* einen kleineren Saugrüssel hat? Muß also hier die Annahme einer Selection als treibendes Prinzip der einer Orthogenese weichen? Ich glaube kaum. Schon Müller hat darauf hingewiesen, daß bei *Apis mell.* zwei Momente in Betracht kommen, die das Optimum der Rüssellänge auf ein niedriges Niveau herabdrücken. Einmal, meint er, brauchen die Kolonien mehr Nahrung, da sie mehr Nachkommenschaft haben. Ich kann mich mit dieser Behauptung um so weniger einverstanden erklären, als durch den hohen Grad von Arbeitsteilung in dem Bienenstaat auch eine größere Nachkommenschaft mit denselben Mitteln und Werkzeugen ernährt werden könnte, wie sie den übrigen, höchst angepaßten Apiden zur Verfügung stehen. Außerdem sagt Müller damit, daß kurze Mundwerkzeuge geeigneter sind, in bestimmter Zeit eine bestimmte Nektarmenge zu sammeln, als längere. Da aber nach ihm die längeren durch nichts andres als durch Anpassung an rationellen Honiggewinn entstanden sein können, so widerspricht sich Müller hier selbst. Um so richtiger scheint mir dagegen der zweite Grund zu sein. Wäre nämlich die individuenreiche *Apis*-Kolonie ebenso wie die solitäre *Anthophora* usw. auf gewisse Blumen allein angewiesen, so wären diese im Umkreis des Stockes wohl bald ausgeplündert, und die Tierchen müßten sich immer weiter von ihm entfernen, um noch von ihren Genossen nicht besuchte Blumen zu finden. Das Zurückbleiben der Rüssellänge, d. i. die nicht zu enge Beschränkung und Anpassung an einzelne Blumen, beruht also bei *Apis* in der Konzentrierung einer großen Individuenzahl auf einen Ort. Da wir aber annehmen dürfen, daß die Honigbiene das Optimum der Rüssellänge, wie es durch ihre Lebensweise gegeben ist, mindestens in Annäherung erreicht hat, so lautet obiger Satz, in Hinsicht auf die solitären Apiden und Apiden mit kleinen Kolonien formuliert: das Optimum der Rüssellänge liegt für sie höher als das von *Apis mell.*, da hier der Faktor, der es bei der Honigbiene herabdrückt, wegfällt. Damit ist aber die Möglichkeit und Notwendigkeit einer Selection der Rüssellänge über die Länge, wie wir sie bei *Apis* finden, hinaus gegeben. Die Zuhilfenahme jedes andern Entwicklungsprinzipes scheint mir hier unmöglich.

Die Annahme, daß die Bildung und Verlängerung des Rüssels die Wirkung des Gebrauchs, d. h. der häufigen Streckung desselben ist, scheint mir unmöglich, da in diesem Falle die fleißigste Biene, *Apis mell.*, den längsten Rüssel besitzen müßte, zumal da oft genug beobachtet ist, daß sie Blumen auszubeuten versucht, für deren Blumenkrone ihr Rüssel zu kurz ist, wobei also sicher eine Streckung ad maximum erfolgt. Der Einwand, daß hier der durch äußere Umstände hervorgerufenen, bestimmten Entwicklungsrichtung, nämlich der ständigen Verlängerung des Rüssels, die Selection entgegenwirkt, vermag diese Annahme auch nicht zu retten. Denn die Selection könnte in diesem Falle nicht die Wirkung des Gebrauches unterdrücken, sondern nur die Produkte ganz beseitigen, d. h. eine der Orthogenese widerstrebende Selection müßte notwendig zum Untergang der betreffenden Art führen. Dies gilt für alle Fälle der Orthogenese, sei es, daß man damit eine Wirkung dauernder, äußerer Einflüsse bezeichnet, sei es, daß man das NÄGELIsche Vervollkommnungsprinzip darunter begreift, oder daß man damit zum Ausdruck bringen will, daß der Entwicklung eine unendliche, aber trotzdem zielstrebige, direktive Kraft zugrunde liegt. Versucht man jedoch den auf NÄGELIscher Basis immerhin noch möglichen Ausweg, indem man mehrere auf chemisch-physikalischer Grundlage sich aufbauende Tendenzen annimmt, die nebeneinander existieren und von denen nun durch Selection eine bestimmte das Übergewicht über die andern gewinnt, und zwar jederzeit wieder eine andre gewinnen kann, so hieße dies nichts andres, als eine volle Anerkennung der Selection als das allein treibende Prinzip.

Die fragliche Wirkung des Gebrauchs tritt uns ferner noch in ihrer Ohnmacht entgegen, wenn wir die Entstehung desjenigen Teils ins Auge fassen, der bei den verschiedenen Arten häufig große Variationen (*Anthophora crinipes*, *tarsata*), innerhalb der Art aber eine große Konstanz zeigt, bei dem wir daher wohl jeder kleinsten Veränderung hohe Bedeutung zuschreiben müssen. Ich meine das Löffelchen. Dies stellt z. B. bei *Anthophora crinipes* im vorderen Teil ein absolut totes Chitingebilde dar, und gerade hier können wir die Gebrauchswirkung nachweisen. Sie besteht nämlich in einer gründlichen Abnutzung des Löffelchens, wie aus Fig. 6 *a* und *b* hervorgeht. Wie diese Wirkung eine fortschreitende Entwicklung bestimmen soll, ist nicht vorstellbar.

Rückbildungen.

Was nun die Mundteile der Schmarotzerbienen anlangt, so wurde schon von verschiedenen Seiten hervorgehoben, daß sie mit denen ihrer Wirtsbienen eine auffallende Ähnlichkeit besitzen. Ich kann dem nur teilweise beistimmen, und zwar nur dann, wenn die Schmarotzer- und Wirtsbienen nahe verwandt sind, was durchaus nicht immer der Fall ist. So habe ich schon im Hauptteil darauf hingewiesen, daß zwar zwischen *Eucera* und *Melecta* verwandtschaftliche Beziehungen bestehen. Dasselbe gilt, wenn auch in geringerem Grade, für *Anthophora—Crocisa.* Ferner sind nahe verwandt *Coelioxys* mit ihrem Wirt *Megachile* und *Stelis* mit *Chalicodoma* und *Osmia.* In allen diesen Fällen finden wir allerdings Ähnlichkeit zwischen den Mundteilen der Wirte und denen der Schmarotzer. Anders aber liegen die Verhältnisse in der Gruppe, in der Wirt und Schmarotzer nicht verwandt sind. So bei *Systropha—Biastes, Colletes—Epeolus, Nomia—Pasites, Panurgus—Nomada, Andrena—Nomada* (*Halictus* und *Nomada*?). (Der Wirt ist immer an erster Stelle genannt.) Hier zeigen die Mundteile ein sehr verschiedenes Verhalten, und zwar sind es immer die der Schmarotzer, die eine viel höhere Entwicklungsstufe aufweisen, wenngleich sie auch schon infolge der Lebensweise starke Rudimentationen zeigen. Den Grund dieses eigentümlichen Verhaltens vermute ich in dem Umstand, daß die niederen Bienen mit wenig entwickelten Mundteilen an günstigen Orten eher zur Bildung großer Kolonien neigen, als die höher entwickelten, und zwar wohl aus demselben Grunde, der bei *Apis mell.* einer weiteren Verlängerung des Rüssels Einhalt gebietet. So wurden die größten Kolonien und auch das häufigste Vorkommen derselben bei *Andrena, Halictus* und *Panurgus* beobachtet. Daß solche Kolonien aber den Schmarotzern große Vorteile gewähren, brauche ich wohl kaum auseinanderzusetzen. Anderseits mag in der ersterwähnten Gruppe die Verwandtschaft mit dem Wirt dem Eindringling gewisse Vorteile bieten. Infolgedessen finden wir bei Arten, die mehr vereinzelt vorkommen als Schmarotzer, meist nah verwandte Bienen oder, wie z. B. bei *Lithurgus,* überhaupt keine.

Was nun die Rudimentation betrifft, so macht sich diese bei den Mundteilen aller Schmarotzerbienen mit Ausnahme von *Coelioxys* bereits geltend, gleichviel welcher der beiden Gruppen sie angehören. Zugleich zeigt sich aber auch, wie H. Müller zahlenmäßig nachweist, ein Rückschritt an Ausbeuten der ausgeprägten Bienenblumen. Sehr stark wird (siehe morphologischer Teil) von der Rudimentation meist das Löffelchen ergriffen. Da nun hier weder Nichtgebrauch — die Gebrauchswirkung des Löffelchens habe ich oben schon besprochen, und außerdem gebrauchen auch die Schmarotzer ihre Zunge sehr wohl — in Betracht kommen, noch eine die Rückbildung begünstigende Selection verantwortlich gemacht werden kann, ferner aber auch ökonomische Faktoren keine Rolle spielen können, da in diesem Falle doch zu erwarten wäre, daß das Material nicht zunächst dem entferntesten Organ entnommen wird, zumal da dieses wegen seiner Kleinheit kaum nennenswert Material liefern kann, während anderseits die relativ unwichtigeren Nachbarteile, der Rüsselcylinder, noch keinerlei Rückbildung zeigt, da alle diese Erklärungsversuche hier versagen, so bleibt allein die Möglichkeit, die Ursache der Rudimentation des Löffelchens in der Panmixie zu sehen. Zwar wurde der Theorie WEISMANNS von verschiedenen Seiten der Vorwurf gemacht, daß sie wohl ein Herabsinken des Selectionsdurchschnittes auf den Geburtsdurchschnitt erklärt, nicht aber eine morphologische Rückbildung eines Organs (DARWIN, RAY LANKESTER, ROMANES, MORGAN, DELAGE u. a.). EMERY nimmt ein Überwiegen der ungünstigen Variationen gegenüber den günstigen an. Damit läßt sich jedoch nur eine Degeneration, nicht aber eine Rudimentation erklären. PLATE kommt in seinem dankenswerten Werk: »Über die Bedeutung des DARWINschen Selectionsprinzips« zu dem Resultat »Plus- und Minusvariationen sind im allgemeinen gleich häufig«, während WEISMANNS Germinalselection das Überwiegen der Minusvariationen behauptet. Es sei mir hier gestattet, zu zeigen, daß PLATES Konsequenzen, die er aus diesem Satze zieht, auch dann, wenn man die Richtigkeit desselben voraussetzt, unhaltbar sind, und daß er auf dieser Basis zu demselben Resultat kommen muß wie WEISMANN. Wir lesen nämlich bei ihm in Sperrdruck, »daß Plus- und Minusvariationen im allgemeinen gleich häufig sind und daher bei Allgemeinkreuzung sich aufheben«. Nun müssen wir uns aber vorstellen, daß Minusvariationen in einem Wegfall von Determinanten bestehen. Dann aber werden sich wohl die Plusvariationen unter sich aufheben, da die Möglichkeit besteht, daß jede, sowohl quantitativ als auch qualitativ, von den andern verschieden ist. Die Minusvariationen werden sich aber nicht gegenseitig aufheben, da sie alle wohl quantitativ, nicht aber qualitativ voneinander verschieden sein müssen. Alle bestehen in einem Ausfall, der zwar quantitative Differenzen zeigen wird, aber, da er häufig qualitativ gleich ist, sich dann im arithmetischen Mittel erhalten und von Generation zu Generation weiter fortschreiten wird. Denn für Minusvariationen besteht nur eine begrenzte Möglichkeit qualitativer Differenzen. Hieraus folgt also, daß auch auf dieser Voraussetzung basierend, der Panmixie die Fähigkeit zuerkannt werden muß, eine vollständige Rudimentation einzuleiten und zu Ende zu führen.

Zum Schluß sei es mir erlaubt, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh.-Rat. Prof. Dr. Weismann, auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen, sowohl für die Anregung zu diesem sehr lohnenden Thema, wie auch für das stets freundliche Wohlwollen und fördernde Interesse, das er meiner Arbeit in reichlichstem Maß zuteil werden ließ. Ferner gilt mein Dank in hohem Maße seinem Assistenten, Herrn Privatdozent Dr. W. Schleip, dessen wertvolle Ratschläge und stets bereitwillige Unterstützung meiner Arbeit sehr zustatten kam.

Freiburg i. B., im Januar 1908.

Literaturverzeichnis.

E. L. Bouvier, Les abeilles et les fleurs. Rev. gén. d. Sc. T. XV. No. 7. 1904.

P. F. Breithaupt, Über die Anatomie und die Funktion der Bienenzunge. Arch. f. Nat. Bd. I. 1886.

J. Briant, On the Anatomy and Functions of the Tongue of the Honey-Bee (Worker). The Journ. of the Linn. Soc. XVII. Zool. 1884.

M. Brullé, Recherches sur les transformations des appendices dans les articulés. Ann. d. sc. nat. 3 Sér. Zool. T. II. 1844.

Burmeister, Handbuch der Entomologie. Halle 1832.

H. v. Buttel-Reepen, Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates. Leipzig 1903.

J. Carrière, Die Entwicklung der Mauerbiene im Ei. Arch f. mikr. Anat. XXXV. 1890.

J. Carrière und O. Bürger, Die Entwicklung der Mauerbiene im Ei. Nov. act. Abh. d. K. Leop. Carol. Deutsch. Akad. d. Naturf. Bd. LXIX. Nr. 2.

M. J. Chaton, Sur la mandibule des Hyménoptères. Comptes rend. d. l'ac. d. sc. T. CI. 1885.

— Morphologie analytique et comparée de la machoire chez les Hyménoptères. Comptes rend. d. l'ac. d. sc. T. CI. 1885.

Ch. Darwin, Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden. Übersetzt von V. Carus. Stuttgart 1899.

— Die Wirkung der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich. Übersetzt von V. Carus. Stuttgart. 1899.

J. Delage, La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la Biologie générale. Paris 1895.

A. Ducke, Die Bienengattung Osmia. Ber. d. nat. med. Ver. i. Innsbruck. Jahrg. 25. 1899/00.

Dufour, Recherches anat. et physiol. s. Hyménoptères. Paris 1841.

EMERY, Biolog. Centralbl. 1890. Nr. 10.

M. J. H. FABRE. Étude sur les mœurs et la parthénogenèse des Halictes. Ann. d. sc. nat. VI. Zool. Bd. IX. 1879/80.

H. FRIESE. Die Schmarotzerbienen und ihre Wirte. Zool. Jahrb. Syst. Bd. III. 1888.

— Beiträge zur Biologie der solitären Blumenwespen. Zool. Jahrb. Syst. Bd. V. 1891.

— Die Bienen Europas. Teil I—III. Berlin 1895, 96, 97, Teil IV—VI. Innsbruck 1898, 99, 1901.

FRIESE und WAGNER, Hummeln als Zeugen natürlicher Formenbildung. Zool. Jahrb. Suppl. VII. 1904.

J. GELLERSEN, Die Mundwerkzeuge der Honigbiene und andrer Hymenopteren. Nat. Woch. Bd. V. 1906. Nr. 47.

V. GRABER, Die Insekten. München 1877.

R. HEYMONS, Die Segmentierung des Insektenkörpers. Anh. z. d. Abh. d. Kgl. Akad. d. Wiss. z. Berlin. 1895.

M. HILZHEIMER, Studien über den Hypopharynx der Hymenopteren. Jen. Zeit. f. Nat. Bd. XXXIX. N. F. Bd. XXXII. 1904.

E. HOFFER. Die Schmarotzerhummeln Steiermarks. Mitt. d. nat. Ver. f. Steiermark. H. 25. 1888.

KIRBY und SPENCE, Einleitung in die Entomologie. Bd. III. Stuttgart und Tübingen 1827.

H. KNUTH, Handbuch der Blütenbiologie. Bd. I. u. II. Leipzig 1898, 99.

P. J. KOLBE, Insekten. Berlin 1893.

KRÄPELIN, Über die Mundwerkzeuge der saugenden Insekten. Zool. Anz. 1882.

N. KULAGIN, Die Länge des Bienenrüssels. Zool. Anz. Bd. XXIX. Nr. 24. 1906.

A. LANGHOFFER, Beitr. z. Kenntn. d. Mundt. d. Hymenopteren. Biolog. Centralbl. Bd. XVIII. Nr. 16. 1898.

RAY LANKESTER, Nature. XLII, p. 5 u. 52. 1890.

LEUCKART, Erklärungen zu Wandtafeln über Apis mellifica.

H. MÜLLER, Anwendung der DARWINschen Lehre auf Bienen. Verh. d. nat. Ver. d. Rheinl. u. Westph. XXIX. 1872.

— Die Entwicklung der Blumentätigkeit der Insekten. Kosmos. Bd. IX. S. 204, 258, 351, 415. 1881.

— Die Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben. Leipzig 1881.

W. H. MÜLLER, Proterandrie der Bienen. Inaug.-Diss. Jena. Liegnitz. 1882.

NÄGELI, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München-Leipzig 1884.

A. S. PACKARD, Text-Book of Entomology. New York 1898.

P. PFURTSCHELLER, Erkl. z. Wandtafeln über Apis mellifica.

L. PLATE, Über die Bedeutung der DARWINschen Selectionstheorie. Leipzig 1903.

ROMANES, WEISMANNsche Theorie. Deutsch von FIEDLER. Leipzig 1893.

— DARWINsche Theorie. Deutsch von NÖLDEKE. Leipzig 1895.

SAVIGNY, Mémoires sur les animaux sans vertèbres. I. mém. Paris 1816.

H. SCHAUM, Die Bedeutung der Paraglossen. Berl. Ent. Zeitschr. Jahrg. V. 1861.

SCHIEMENZ, Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene usw. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.

A. Schlettrer, Monographie der Bienengattungen Chelostoma Latr. und Heriades Spon. Zool. Jahrb. Abt. Syst. IV. 1889.

Schmiedeknecht, Apidae Europaeae. Gumperda. 1882—87.

C. Ch. Sprengel, Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und der Befruchtung der Blumen. 1793.

Taschenberg, Hymenopteren Deutschlands. Leipzig 1866.

C. Verhoeff. Beiträge zur Biologie der Hymenopteren. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. VI. 1892.

A. Weismann, Die Bedeutung der sex. Fortpfl. für die Select.-Theorie. Jena 1886.

— Die Allmacht der Naturzüchtung. Jena 1893.

— Vorträge über Descendenztheorie. Jena 1902.

F. Will, Das Geschmacksorgan der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XLII. 1885.

O. J. B. Wolff, Das Riechorgan der Biene. Nov. act. d. Ksl. Leop. Car. Deut. Akad. d. Naturf. Bd. XXXVIIII. Nr. 1. 1875.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

A, Gelenkknopf des Stipes, an dem der Segelhalter articuliert;
C, Cardo;
Cl, Clypeus;
G, Galea;
Gl, Glossa;
Hy, Hypopharynx;
K, Kehlhaut;
Km, Kamm;
L, Oberlippe;
L.H, Lamina hor. der Galea;
L.V, Lamina vert. der Galea;
L.I, Lamina interna;
L, Löffelchen;
L.P, Zungentaster;
M, Mandibel;
M.P, Kiefertaster;
Mt, Mentum;
P, Paraglossen;
P.B, Paraglossenbasen;
S, Submentum;
S.A, Speichelampulle;
Sch, Schere;
Seg, Segelhalter;
S.G, Speichelgang;
St, Stipes;
V.H, distale Zungenbeinhörner;
X, Horizontalspange der Paraglossen;
Z.b, Zungenbein;
Z.G, Zungengrundhorn.

Tafel I und II.

Fig. 1. Querschnitt durch die Zunge von *Apis mellifica* ♀ (kurz vor dem Ausschlüpfen). 1/330.

Fig. 2. Ausgestreckte Mundteile von *Anthophora acervorum* ♂. Die Oberlippe mit Gewalt emporgezogen. 1/14.

Fig. 3. *Anthophora acervorum.* Zungengrund bei eingeschlagener Zunge. Die Zungentaster sind abpräpariert, die Seitenwandungen des Mentum sind im vorderen Teil ausgebrochen, um den Verlauf des Zungenbeines zu zeigen.

Fig. 4. *Anthophora acervorum.* Die Kehlhaut und die ihr eingelagerten Teile. Die Pfeile bezeichnen den Weg der Nahrung.

Fig. 5. *Anthophora tarsata* ♂. Zungenspitze.

Fig. 6. *Anthophora crinipes.* Löffelchen, *a* von einem ♀, stark abgenutzt; *b* von einem ♂.

Fig. 7. *Eucera longicornis.* Unterkiefer mit Segelhalter, von innen gesehen. 1/10.

Fig. 8. *Eucerca longicornis.* Paraglossen.

Fig. 9. *Eucerca longicornis.* Zungenspitze mit Löffelchen.

Fig. 10. *Xylocopa violacea.* Linke Paraglosse von innen gesehen. Die Verwachsungsstelle mit der Glossa durch gezahnte Linien bezeichnet.

Fig. 11. Linker Unterkiefer und Submentum von *Systropha curvicornis* ♂, von innen.

Fig. 12. Dasselbe von *Panurgus calceolatus.*

Fig. 13. Unterlippe von *Nomia diversipes,* von unten.

Fig. 14. Linker Unterkiefer und Submentum von *Nomia diversipes* von innen.

Fig. 15. Galea mit Kamm, stärker vergrößert.

Fig. 16. *Nomia diversipes.* Oberlippe, *a* vom ♂, *b* vom ♀.

Fig. 17. *Andrena marg* ♂. Zunge, von der Seite gesehen. Die Paraglossen sind hell gelassen. 1/80.

Fig. 18. *Andrena neglecta* ♂. Zunge von oben gesehen. 1/160.

Fig. 19. *Andrena apicata* ♀. Rechter Unterkiefer, von innen. 1/16.

Fig. 20. *Halictus malachusus.* Kopfskelet zum größten Teil ausgebrochen. Der Pfeil gibt die Richtung nach dem Pharynx an.

Fig. 21. *Halictus albipes.* Zunge, von oben.

Fig. 22. *Halictus vulpinus* ♂. Linker Unterkiefer von außen.

Fig. 23. *Halictus albipes.* Mandibeln, *a* vom ♂, *b* vom ♀.

Fig. 24. *Halictus sexcinctus.* Oberlippe, *a* vom ♂, *b* vom ♀.

Fig. 25. Ausgestreckte Mundteile von *Osmia rufa.*

Fig. 26. Dieselben eingelegt.

Fig. 27. *Osmia fulviventris.* Zungenspitze.

Fig. 28. *Chalicodoma muraria.* Linker Unterkiefer, von innen.

Fig. 29. Unterlippe von *Colletes cuniculi,* von oben. Die Zunge ist als einfache Lamelle dargestellt. 1/16.

Fig. 30. *Colletes cuniculi.* Rechter Unterkiefer von innen.

Fig. 31. *Colletes cuniculi.* Linke Paraglosse von außen.

Fig. 32. *Colletes cuniculi.* Zungengrund mit Zungentastern. Die Glossa selbst, sowie die Paraglossen sind abpräpariert, um die zipfelförmigen Anhänge (*Z*) zu zeigen.

Fig. 33. *Prosopis.* Glossa.

Fig. 34. *Prosopis.* *a*, linker Unterkiefer von innen, *b*, Galea und Kamm des rechten Unterkiefers von unten.

Fig. 35. *Sphecodes gibbus.* Glossa abpräpariert, um Paraglossenspitzen und Zungenbein zu zeigen.

Fig. 36. Rechter Unterkiefer von *Sphecodes gibbus.* Von außen.

Fig. 37. Mundteile von *Melecta armata.* 1/30.

Fig. 38. *Epeolus variegatus.*

Fig. 39. Zungenspitze von *Epeolus variegatus.* ♀.

Fig. 40. *Nomada bifida.*

Modificazioni negli organi di locomozione della Gyge branchialis indotte dal passaggio dalla vita libera alla vita parassitaria e viceversa.

Ricerche del

Dr. **P. Lo Giudice,**
Assistente dell' Istituto Zoologico della R. Università di Messina.

Con la tavola III.

Mi son proposto con questo lavoro di ricercare le modificazioni che avvengono negli organi di locomozione di un crostaceo marino (*Gyge branchialis*)[1], il quale quando schiude dall' uovo si trova a vita libera nel mare, ma diviene tosto ectoparassita di un altro crostaceo (*Gebia litoralis*) e tale resta per tutta la sua vita.

Nè mi sono limitato a questo: ho cercato di fare la riprova dello esperimento, vale a dire: ho messo a vita libera il crostaceo, già adattato a vita parassitaria, per vedere se mentre da quella a questa gli organi di locomozione si riducono, dal passaggio, invece, dalla vita parassitaria alla vita libera, essi si sviluppano di più nei limiti naturalmente consentiti dall' adattamento individuale.

Partendo poi dal principio che nella rigenerazione un organo ritorna come allo stato embrionale, al crostaceo, che mettevo a vita libera, toglievo un arto onde studiare come esso si rifacesse, in rapporto ad arti omonimi lasciati in sito.

Ho anche dal punto di vista istologico studiato il sistema muscolare degli organi di locomozione per vedere se nello stato parassitario della specie da me studiata, si avesse o no degenerazione delle fibre muscolari.

I. Riduzione degli organi di locomozione indotte dal passaggio dalla vita libera alla parassitaria.

Per osservare tali modificazioni mi era naturalmente necessario d'avere l'animale tanto allo stato parassitario quanto nei suoi primi stadii di sviluppo durante i quali esso mena vita libera.

---

[1] Cornalia e Panceri, Osservazioni zoologiche ed anatomiche sopra un nuovo genere d'Isopodi (*Gyge branchialis*): Memorie della R. Accademia delle Scienze di Torino. Serie 2a. Vol. XIX. 1861.

L'animale parassita poteva più facilmente essere procurato, in quanto il suo ospite — la *Gebia litoralis* — può essere pescato in qualunque stagione.

Qui, nel porto di Messina, per quante minuziose ricerche abbia potuto fare in quei luoghi ove le *Gebie* sogliono vivere, in nessuna di esse ho potuto riscontrare il parassita, se non in quelle pescate nei fossati della Cittadella a destra di chi entra dal ponte dei ferry-boats.

La *Gyge branchialis* sta fissa costantemente sotto quella porzione di cefalotorace che ricopre le branchie della *Gebia* in modo che la superficie ventrale sia applicata alla superficie concava ed interna del cefalotorace e la dorsale applicata alla superficie convessa delle branchie della *Gebia*. Il capo della *Gyge* è rivolto verso il margine posteriore del cefalotorace di modo che esso sta contro la corrente promossa dalle branchie dell' ospite. La stabilità della *Gyge* è affidata ai suoi arti toracici, cogli uncini dei quali si fissa, e al margine superiore ed a quello inferiore della porzione di cefalotorace che ricopre le branchie della *Gebia*.

La *Gebia*, affetta dal parassita, veniva attaccata con spilli sul fondo di cera di una bacinella piena d'acqua di mare, in maniera che il tumore, costituito dal parassita, si trovasse rivolto verso la superficie libera del liquido, e, coll' aiuto di aghi e di una fine pinzetta, toglievo quella parte di cefalotorace che ricopre il parassita, e quindi staccavo il parassita da quelle parti ove esso era ancora attaccato.

Mi accadeva tal volta, che la *Gebia* morisse, ed io non potevo togliere il parassita che molto tempo dopo (una volta quando la *Gebia* era in decomposizione): in ogni caso la *Gyge* continuava a vivere. Ciò dimostra che fra la *Gyge branchialis* e la *Gebia litoralis* non esiste un vero e proprio parassitismo: essa non si nutre a spese dell' ospite, tanto più che non vi aderisce mai colla bocca, ma da esso riceve protezione, non solo, ma anche stando fissa, riceve, per il movimento delle branchie dell' ospite, il ricambio dell' acqua.

L'animale parassita, liberato dall' ospite, veniva prima studiato a fresco e quindi conservato in formalina o fissato in sublimato acetico, o nel liquido di ZENKER o in quello di FLEMMING ecc.

In quanto poi al metodo di colorazione buoni risultati ebbi tanto colorando col carmallume di MAYER quanto colla tintura di cocciniglia. Quest' ultima colora splendidamente tutto il pezzo, in ispecial modo i muscoli, tanto da farvi scorgere le più minute particolarità.

Previa disidratazione e rischiaramento, il pezzo veniva montato in balsamo del Canadà e quindi vi si facevano le misure degli arti toracici ai quali è affidata precipuamente la funzione di movimento.

Queste misure venivano prese per ciascun articolo su assi fissi (fig. 5); la lunghezza veniva misurata

secondo l'asse *AB* per il 1° articolo,
» » *BC* » » 2° »
» » *CD* » » 3° »
» » *FG* » » 4° »

la larghezza

secondo l'asse *MN* per il 1° articolo,
» » *OP* » » 2° »
» » *QR* » » 3° »
» » *ST* » » 4° »

Tali misure venivano riferite alla lunghezza del corpo presa come 1([1]). Se il ritrovo del parassita, nei suoi vari stadii di parassitismo, riusciva relativamente facile, non così era per gli embrioni a vita libera, per avere i quali dovetti ricorrere all' allevamento, in Laboratorio, delle uova prese dalle tasche incubatrici della *Gyge* parassita.

Occorreva quindi trovare, nel materiale poco ricco di *Gebia litoralis* con *Gyge*, una di queste con uova, non solo, ma con uova mature e fecondate.

Nei mesi di Febbraio e di Marzo ho potuto avere due *Gyge* con uova, che, raccolte, furono messe a sviluppare in un bicchier d'acqua di mare in cui si praticava l'aerazione, facendovi gocciolare opportunamente dell' altra acqua di mare.

Ma per quante cure si avessero, l'insufficiente riproduzione, in Laboratorio, delle condizioni naturali in cui si vengono, nel mare, a trovare gli embrioni appena schiusi, ne determinava, dopo alcuni giorni, la morte.

Nel mese di Aprile poi trovai una *Gebia litoralis* col parassita, e, poichè il tumore prodotto da quest' ultimo era d'un colorito giallo, come quello delle due precedenti *Gebie* e non bianco come normalmente suole essere, pensai che quella colorazione fosse in parte prodotta dal vitello delle uova del parassita in uno stadio di sviluppo non molto avanzato.

---

[1] Ho scelto questo metodo essendo, secondo me, buono, per ciò che riguarda i risultati, quanto il metodo dell' ANDRES (Rendiconti R. Ist. Lombardo di lett. Serie II. vol. XXX. 1897) o quello del CAMERANO dei coefficienti somatici (Lo studio quantitativo degli organismi ed il coefficiente somatico. Atti della R. Acc. di Scienze Torino. vol. XXXV seduta 14 Genn. 1900. — Bullett. dei Musei di Zoolog. ed Anat. comp. della R. Università di Torino. Vol. XV. no. 375).

Perciò misi la *Gebia* col parassita in una vaschetta di vetro con del fango e dell' acqua di mare, vale a dire: creavo, per quanto era possibile, alla *Gebia* il medesimo ambiente in cui essa è solita vivere.

Il tumore dal colorito giallo primitivo passava gradatamente a quello brunastro; indizio questo che l'embrione era già progredito nel suo viluppo, con corrispondente scomparsa di tuorlo. Infatti, tolto allora il parassita e raccoltone le piccolissime uova, vi si potevano osservare, a piccolo ingrandimento, gli embrioni a diverso grado di sviluppo, sebbene appartenessero al medesimo individuo riproduttore.

Tenendo conto del colorito del tumore, potei, non poche volte sorprendere con molta facilità la *Gyge* con le uova in via di sviluppo.

Queste uova venivano messe in un bicchier d'acqua di mare che si ricambiava ogni giorno, e tenute in un luogo ove la temperatura ambiente potesse mantenersi pressochè costante (15° C). Dopo un certo tempo dipendente sicuramente sia dallo stadio di sviluppo in cui era stato colto l'uovo, che dalla temperatura circostante, le uova schiudevano e venivano fuori degli embrioni ciclopiformi (fig. 3) di cui non si distingueva il sesso.

La porzione cefalica, ripiegata sull' addome, porta due macchie oculari, due lunghe antenne formate da 4 articoli di cui l'ultimo bifido, 6 paia di zampe toraciche senza uncini, 5 paia di arti addominali ed un paio di processi bifidi all' estremità posteriore.

Per quanto Cornalia e Panceri[1] asseriscano che questa larva abbia le antenne lunghe quanto il corpo dell' animale, a me, nell' esame di numerose larve, non capitò mai di rilevare siffatto rapporto, chè anzi costantemente la lunghezza del corpo superava invece quella della antenne.

I medesimi autori affermano che la detta larva abbia 4 paia di zampe; ciò è erroneo in quanto si può, con attenta osservazione, convincersi che le paia di zampe sono sei. I detti autori furono tratti in errore nell' enumerazione in quanto le due ultime paia non sono sporgenti, poste verso il centro del corpo e non molto bene appariscenti.

Quest' embrione, per i primi 2 o 3 giorni, segue il suo sviluppo mantenendosi fisso sul fondo del bicchiere; svolge il corpo, appariscono le antennule; gli arti toracici divengono più appariscenti, gli arti addominali ed i processi bifidi si fanno più lunghi.

---

[1] op. cit.

Dopo 2 o 3 giorni comincia a muovere gli arti toracici, in seguito quelli addominali: finalmente può nuotare velocemente nell' acqua.

A questo stadio di sviluppo alcuni di questi giovani animali venivano conservati in glicerina, altri fissati in sublimato acetico e colorati col carminio boracico, indi su di essi si praticavano le misure che mi occorrevano.

Queste misure prese su embrioni in glicerina corrispondevano a quelli su embrioni fissati in sublimato.

A. Modificazione che interviene fra lunghezza e larghezza del corpo.

Diamo qui le tabelle delle misure prese su *Gyge* libere e su *Gyge* a vario stadio di parassitismo.

Tabella I^a.

a. Misure prese su *Gyge* libere.

Lunghezza del corpo	Larghezza del corpo	Rapporto
μ 384	μ 218	1:1,76146

b. Misure prese su *Gyge* appena tolte dall' ospite.

Lunghezza parassita	Larghezza parassita	Rapporto tra lungh. e largh.
mm	mm	
7,50	6	1: 1,25000
8	6	1: 1.33333
6.50	5	1: 1,30000
6,50	5	1: 1,30009
3	2	1: 1,50000
7	5,5	1: 1,27272
5,5	4	1: 1,37500
4,5	3.5	1: 1,28570
7,75	5	1: 1.55000

Lunghezza parassita	Larghezza parassita	Rapporto tra lungh. e largh.
mm	mm	
6	4,50	1: 1,33333
6	4,50	1: 1,33333
7	5,25	1: 1,33333
6.50	5	1: 1,30000
8	6,50	1: 1,23076
8	5.50	1: 1.45454
5,25	4	1: 1,31250
7	5,75	1: 1,21735

Rapporto medio 1:1,32246

Dalla precedente tabella si vede come le *Gyge* libera hanno tutte quasi una stessa lunghezza di μ 384 ed una larghezza massima di μ 218, cioè lunghezza e larghezza stanno nel rapporto di 1 : 1,76146.

Divenendo pertanto la *Gyge* adulta e parassita guadagna più nella larghezza che nella lunghezza come si deduce dalla tabella I.

Ciò credo possa spiegarsi qualora si pensi che la *Gyge* nel suo ulteriore sviluppo deve necessariamente adattarsi alla superficie interna di quella parte di cefalotorace che ricopre le branchie della *Gebia*, che ha una forma ellissoidale i cui assi differistono di poco fra di loro.

B. Regressione nelle antenne e nelle antennule.

La giovine e libera *Gyge* ventralmente e nella porzione anteriore del corpo porta un paio d'antenne ed un paio d'antennule. Le prime sono formate da 4 articoli l'ultimo dei qual è bifido e provvisto d'un ciuffetto di peli piuttosto lunghi, le altre sono costituite da 2 articoli ed il secondo, all' estremità distale, porta dei peli.

Tabella II^{a}.

a. Misure prese su *Gyge* libere.

Lunghezza antenne	Lunghezza corpo	Lunghezza antennule
μ	μ	μ
160	384	48

Rapporto 1:2,40 Rapporto 1:8

b. Misure prese su *Gyge* parassite appena tolte dall'ospite.

Lunghezza parassita	Lunghezza antenne	Rapporto
mm	μ	
4,5	288	1: 15,62500
7	320	1: 21.81700
5,25	240	1: 21,87500
6	240	1: 25,0000
6,5	256	1: 25.3906
7	240	1: 29,16666
8.5	272	1: 30,88232
Rapporto medio		1: 24,25065

Lunghezza parassita	Lunghezza antennule	Rapporto
mm	μ	
4,5	160	1: 28,12500
7	208	1: 33,65384
5,25	144	1: 36,45833
6	144	1: 41,66666
6,5	160	1: 40,62500
7	128	1: 54,68750
8,5	160	1: 53,12500
Rapporto medio		1: 41,19162

Tanto le antenne che le antennule, nella *Gyge* libera, come dalla precedente tabella può dedursi, hanno rispettivamente una lunghezza di μ 160 e μ 48 stanno cioè in un rapporto, rispetto alla lunghezza del corpo, le prime come 1 : 2,40, le seconde come 1 : 8.

Nell' animale adulto e parassita sì le antenne che le antennule sono alquanto regredite poichè il rapporto medio, rispetto alla lunghezza del corpo, è per le prime di 1 : 24,25065, per le seconde di 1 : 41,19162.

Cornalia e Panceri dicono che le antenne della *Gyge* divenuta parassita sono formate da 3 articoli e le antennule da due. Io, invece, ho potuto constatare che le antenne, in generale, sono formate da

4 articoli, di tanti, cioè, quanti erano nella *Gyge* libera, e le antennule da 3.

Anche KOSSMANN[1] nel suo lavoro sui Bopiridi figura la *Gyge branchialis* con le antenne e le antennule formate rispettivamente da quattro e tre articoli

Si potrebbe pensare che la differenza esistente fra l'osservazione di CORNALIA e PANCERI e quelle del KOSSMANN e le mie fosse spiegabile supponendo che i primi si siano riferiti a *Gyge* più inoltrate nel loro parassitismo; ma se si considera che tutte le *Gyge* da me osservate, ed appartenenti alcune ad uno stadio assai avanzato in parassitismo, presentavano sempre la medesima costituzione in quanto a numero degli articoli delle antenne e delle antennule, parrà verosimile che le osservazioni dei primi autori siano erronee.

Ho insistito in questa osservazione potendosi, senza di ciò, facilmente riferire la riduzione delle antenne ad una diminuzione del numero degli articoli. Che la mia opinione sia conforme al vero lo dimostra ciò che avviene nelle antennule, le quali, tutt' altro che perdere un articolo dal passaggio dalla vita libera alla vita parassitaria, ne guadagnano uno, ma si accorciano tuttavia nella loro lunghezza totale.

Si può pertanto, e per l'osservazione diretta e per ciò che accade delle antennule, ritenere che nelle antenne la riduzione dipenda unicamente dalla riduzione dei singoli articoli.

C. Modificazione negli arti toracici.

Sulla parte ventrale della *Gyge*, ancora allo stato libero, si notano 6 paia di arti toracici. Ciascun arto è composto di 3 articoli: il 1° è più piccolo del 2°, ed hanno ambedue la forma cilindrica, mentre il 3° segmento è slargato, di forma ovoidale ed alla sua estremità libera porta un uncino bene sviluppato, l'estremo opposto all' uncino è inserito sul 2° articolo.

Nella *Gyge* parassita, invece, si notano 7 paia di arti toracici, ciascuno dei quali è composto di quattro articoli di cui il primo (il coxopodite) è il più schiacciato, il secondo (il basipodite) è pressochè cilindrico, il terzo (l'ischiopodite) ha la forma di un cono tronco, alla cui base tronca porta un ciuffetto di peli; l'ultimo (il meropodite) ha la forma elissoidale e sta aderente, da un lato, per quasi tutta la sua lunghezza all' ischiopodite; all' estremità libera porta un uncino più o meno sviluppato a forma di clava.

---

[1] KOSSMANN, Studien über Bopyriden. Diese Zeitschr. XXXV. Bd.

Gli arti toracici della *Gyge* parassita oltre a guadagnare un quarto articolo ed aumentare di numero, subiscono delle modificazioni morfologiche profonde tali che a stento si possono riportare alla forma che essi hanno nell' animale allo stato libero.

Tabella III.

a. Misure prese su *Gyge* libere.

Lunghezza corpo	Lunghezza arto	Rapporto	
μ	μ		
384	96	1:4	sul 6° arto
	96	1:4	sul 5° arto
	96	1:4	sul 4° arto
	96	1:4	sul 3° arto
	96	1:4	sul 2° arto
	96	1:4	sul 1° arto

b. Misure prese su *Gyge* parassite appena tolte dall' ospite (s. p. 60).

Dal capo a. della tabella III^{a} si può dedurre che gli arti della *Gyge* libera sono tutti e quelli di destra e quelli di sinistra di una stessa lunghezza, nel medesimo individuo ben inteso.

Nell' animale parassita invece non è così: gli arti dello stesso lato sono disuguali dai corrispondenti del lato opposto, non solo, ma quelli di uno stesso lato sono disuguali fra di loro.

La disuguaglianza degli arti di un lato con quelli dell' altro lato risaltò alla mia attenzione ancor prima che procedessi alla misurazione, in quanto che il parassita appena era tolto dall' ospite, e messo in una bacinella contenente acqua di mare, colla parte dorsale rivolta in alto e la ventrale in basso, non manteneva la posizione orizzontale, ma era più sollevata da un lato e più specificatamente da quel lato che è più vicino alla linea mediana della *Gebia*. Avuto riguardo alla posizione che la *Gyge* tiene nelle branchie della *Gebia*, possiamo dire che sono lunghi gli arti di destra se la *Gyge* e fissata sul lato sinistro dell'ospite, e viceversa.

Se vogliamo ora renderci ragione del perchè gli arti più interni siano più sviluppati di quelli esterni, lo ritroveremo facilmente se richiameremo alla memoria ciò che si è detto avanti sulla maniera di fissazione della *Gyge* sull' ospite: la stabilità, infatti, della *Gyge* sulla *Gebia* è sostenuta dall' attacco degli arti più interni anzichè da quelli esterni. Gli arti interni, adunque, adibiti alla funzione di tener salda la *Gyge*

Lunghezza parassita tolto dall' ospite	Larghezza parassita	Rapporto fra lunghezza e larghezza	Lunghezza totale arto toracico fisso superiormente al mantello branchiale	Rapporto fra lunghezza del corpo e lungh. precedente arto	Lunghezza totale arto toracico fisso inferiormente al mantello branchiale	Rapporto fra lunghezza del corpo ed il prec. arto	Osservazioni
mm	mm		mm		mm		
7,75	5	1 : 1,55000	2,032	1 : 3.81397	1,600	1 : 4,84875	Misure fatte sul 7° arto toracico.
7,75	5	1 : 1,55000	1,984	1 : 3,90625	1,552	1 : 4,99355	» » » 6° » »
7,75	5	1 : 1,55000	1,876	1 : 4,13113	1,504	1 : 5,11292	» » » 5° » »
7,75	5	1 : 1,55000	1,760	1 : 4,40340	1,440	1 : 5,38125	» » » 4° » »
7,75	5	1 : 1,55000	1,552	1 : 4,99355	1,392	1 : 5,56752	» » » 3° » »
7,75	5	1 : 1,55000	1,456	1 : 5,32280	1,312	1 : 5,90701	» » » 2° » »
7,75	5	1 : 1,55000	1,334	1 : 5,80959	1,248	1 : 6,20993	» » » 1° » »
6	4	1 : 1,50000	1,600	1 : 3,75000	1,392	1 : 4,31034	» » » 7° » »
6	4	1 : 1,50000	1,552	1 : 3,86597	1,296	1 : 4,62962	» » » 6° » »
6	4	1 : 1,50000	1,456	1 : 4,12087	1,252	1 : 4,71246	» » » 5° » »
6	4	1 : 1,50000	1,456	1 : 4,12087	1,200	1 : 5,00000	» » » 4° » »
6	4	1 : 1,50000	1,340	1 : 4,47761	1,136	1 : 5,28169	» » » 3° » »
6	4	1 : 1,50000	1,248	1 : 4,80769	1,088	1 : 5,51470	» » » 2° » »
6	4	1 : 1,50000	1,184	1 : 5,06756	0,896	1 : 6,69642	» » » 1° » »
6	4,5	1 : 1,33333	1,392	1 : 4 31034	1,280	1 : 4,68750	» » » 7° » »
6	4,5	1 : 1,33333	1,312	1 : 4,57309	1,216	1 : 4,93421	» » » 6° » »
6	4,5	1 : 1,33333	1,312	1 : 4,57309	1,168	1 : 5,13690	» » » 5° » »
6	4,5	1 : 1,33333	1,232	1 : 4,87012	1,104	1 : 5,43478	» » » 4° » »
6	4,5	1 : 1,33333	1,200	1 : 5,00000	1,088	1 : 5,51470	» » » 3° » »
6	4,5	1 : 1,33333	1,185	1 : 5,06329	1,056	1 : 5,68181	» » » 2° » »
6	4,5	1 : 1,33333	1,072	1 : 5,59682	0,993	1 : 6,04229	» » » 1° » »
7	5,25	1 : 1,33333	1,664	1 : 4,20673	1,488	1 : 4,68750	» » » 7° » »
7	5,25	1 : 1,33333	1,632	1 : 4,28921	1,440	1 : 4,86111	» » » 6° » »
7	5,25	1 : 1,33333	1,600	1 : 4,37500	1,392	1 : 5,02801	» » » 5° » »
7	5,25	1 : 1,33333	1,456	1 : 4,80769	1,296	1 : 5,40123	» » » 4° » »
7	5,25	1 : 1,33333	1,334	1 : 5.20833	1,216	1 : 5,75657	» » » 3° » »
7	5,25	1 : 1,33333	1.280	1 : 5,46875	1,168	1 : 5,99315	» » » 2° » »
7	5,25	1 : 1,33333	1,134	1 : 6,172839	1,120	1 : 6,25000	» » » 1° » »
6,5	5	1 : 1,30000	1,680	1 : 3,86900	1,536	1 : 4,23177	» » » 7° » »
6,5	5	1 : 1,30000	1,568	1 : 4,14540	1,440	1 : 4,51250	» » » 6° » »
6,5	5	1 : 1,30000	1,488	1 : 4,36827	1,312	1 : 4,95426	» » » 5° » »
6,5	5	1 : 1,30000	1,376	1 : 4,72383	1,218	1 : 5,20833	» » » 4° » »

6,5	5	1 : 1,30000	1,280	1 : 5,078125	1,200	1 : 5,41666	»	»	»	3°	»	»
6,5	5	1 : 1,30000	—	—	1,152	1 : 5,72916	»	»	»	2°	»	»
6,5	5	1 : 1,30000	1,120	1 : 5,80357	1,104	1 : 5,88806	»	»	»	1°	»	»
8	5,5	1 : 1,45454	1,920	1 : 4,11718	1,792	1 : 4,46428	»	»	»	7°	»	»
8	5,5	1 : 1,45454	1,872	1 : 4,27350	1,680	1 : 4,76190	»	»	»	6°	»	»
8	5,5	1 : 1,45454	1,760	1 : 4,52272	1,584	1 : 5,05050	»	»	»	5°	»	»
8	5,5	1 : 1,45454	1,664	1 : 4,80769	1,504	1 : 5,31250	»	»	»	4°	»	»
8	5,5	1 : 1,45454	1,552	1 : 5.15463	1,440	1 : 5,55555	»	»	»	3°	»	»
8	5,5	1 : 1,45454	1,456	1 : 5,49450	1,360	1 : 5,88235	»	»	»	2°	»	»
8	5,5	1 : 1,45454	1,408	1 : 5,68181	1,200	1 : 6,66666	»	»	»	1	»	»
8	5,5	1 : 1.23076	1,696	1 : 4,71757	1,456	1 : 5,49450	»	»	»	7°	»	»
8	6,5	1 : 1.23076	1,632	1 : 4,90196	1,440	1 : 5,55555	»	»	»	6°	»	»
8	6,5	1 : 1.23076	1,568	1 : 5,10204	1,395	1 : 5,74712	»	»	»	5°	»	»
8	6,5	1 : 1,23076	1,488	1 : 5,28225	1,328	1 : 6,02409	»	»	»	4°	»	»
8	6,5	1 : 1,23076	1,408	1 : 5,68181	1,286	1 : 6,22083	»	»	»	3°	»	»
8	6,5	1 : 1.23076	1,360	1 : 5,88235	1,264	1 : 6,32919	»	»	»	2°	»	»
8	6,5	1 : 1,23076	1,260	1 : 6,349206	—	—	»	«	»	1°	«	»

all' ospite subiscono, per questa continua funzione, uno sviluppo maggiore di quelli esterni, dove tale funzione non si è acquistata.

In quanto poi allo sviluppo diverso degli arti toracici d'uno stesso lato, sarà, forse, determinato dal riuscire vantaggioso, nella conservazione della specie, il mantenimento d'uno spazio limitato dalla parte ventrale della *Gyge* e dalla superficie interna del cefalotorace delle branchie della *Gebia*, nel qual spazio possa contenersi e rinnovarsi una sufficiente quantità d'acqua da cui la *Gyge* possa trarre tutto quanto riesca utile per la sua nutrizione e respirazione. Che se la riduzione a cui naturalmente porterebbe la vita parassitaria, avvenisse negli arti posteriori così come negli anteriori, lo spazio in parola sarebbe del tutto quasi annullato.

Perchè la riduzione sia avvenuta negli arti anteriori anzichè negli arti posteriori, potrà in parte trovare la sua spiegazione nella posizione che la *Gyge* tiene rispetto alla corrente. La *Gyge* fissa com' è sotto il cefalotorace delle branchie della *Gebia* tende a presentare una superficie, più ridotta che sia possibile, per non essere distaccata dall' azione meccanica dell' opposta corrente.

Ammessa come necessaria la su esposta cavità, esistente fra *Gyge* e cefalotorace dell' ospite, ne viene come postulato che detta cavità debba avere un maggiore sviluppo in corrispondenza della parte posteriore della *Gyge*, che nella parte anteriore, che debbano cioè essere meno ridotti gli arti anteriori che i posteriori.

Tale spiegazione riposa, è vero, nel campo delle ipotesi, ma, le osservazioni su esposte non possono essere non prese in seria considerazione.

Si è visto dal capo a. della tabella III come la *Gyge* libera presenta un rapporto fra lunghezza del corpo e quella degli arti toracici di 1 : 4: ebbene, nell' animale parassita, facendo il rapporto suddetto per ogni singolo arto, quand' anche si scelgano i rapporti più piccoli, corrispondenti cioè agli arti più lunghi (Tabella IIIª b, 5ª colonna) troviamo dei rapporti medii maggiori di quello trovato per l'animale non ancora parassita.

Abbiamo cioè:

1 : 4,11211 per il 7° arto,
1 : 4,27934 » » 6° »
1 : 4,46116 » » 5° »
1 : 4 63083 » » 4° »
1 : 5,088465 » » 3° »
1 : 5,33989 » » 2° »
1 : 5,78056 » » 1° »

Questa riduzione degli arti dal passaggio dalla vita libera alla vita parassitaria si mostra tanto più accentuata per quanto più la *Gyge* è progredita in parassitismo.

Considero per più avanzata in parassitismo quella *Gyge* già fissa che a parità di lunghezza ha una larghezza maggiore; poichè, a mio modo di vedere, quando la *Gyge* non potrà più guadagnare in lunghezza crescerà in larghezza per adattarsi a quella porzione di cefalotorace che ricopre le branchie della *Gebia*.

Posto ciò, delle 7 *Gyge*, esaminate nella tabella III b, i di cui rapporti fra lunghezza e larghezza sono:

1 : 1,55000 per la 1,
1 : 1,50000 » » 2,
1 : 1,33333 » » 3,
1 : 1,38090 » » 4,
1 : 1,30000 » » 5,
1 : 1,45454 » » 6ª,
1 : 1,23076 » » 7,

quest' ultima, è per me, la più progredita in parassitismo

Che la *Gyge* fissa, in cui il rapporto fra lunghezza e larghezza è minore, debba considerarsi più progredita in parassitismo di quella in cui tale rapporto è maggiore, lo dimostra il fatto che nella prima la regressione degli arti è più accentuata nella seconda, come può desumere dalla tabella precedente b.

Se prendiamo, infatti, in esame la 6ª e 7ª *Gyge*: hanno entrambe una stessa lunghezza, una differente larghezza: la settima è più larga, quindi, per me, sarebbe più adulta in parassitismo ed i suoi arti dovrebbero essere meno lunghi di quelli della 6ª *Gyge*.

Ed invero se andiamo a leggere i valori delle lunghezze dei singoli arti della 6ª e 7ª *Gyge* troviamo che quelli della 6ª sono più alti di quelli della 7ª . Analogamente riscontra osservando i valori per la *Gyge* 2ª e 3ª le quali hanno entrambe eguale lunghezza.

Può accadere talvolta che due *Gyge*, pur non avendo eguale larghezza od il rapporto fra lunghezza e larghezza, hanno però gli arti omologhi rispettivamente eguali. In questo caso, però, la *Gebia* su cui si trova fissata la *Gyge* minore è meno grande che la *Gebia* su cui si trova fissata la *Gyge* maggiore in grandezza, senza che perciò l'una *Gyge* sia meno progredita in parassitismo dell' altra. Entra quindi come fattore necessario a determinare il grado di parassitismo non solo il rapporto fra lunghezza e larghezza dell' animale, la lunghezza degli arti, ma anche la grandezza della *Gebia*.

Nè basta; si possono avere due *Gyge* le cui due dimensioni si corrispondano, eppure gli arti toracici non si corrispondano precipuamente in lunghezza. In questo caso le due *Gyge* sono fisse su due ospiti di pressochè uguali dimensioni, esse avevano raggiunto il limite del loro accrescimento determinato dalla grandezza del cefalotorace che ricopre le branchie dell' ospite, e quindi è da ritenersi più progredita in parassitismo quella *Gyge* che ha gli arti toracici meno lunghi dell' altra.

Riassumendo quindi: se di due *Gyge* chiamiamo con a ed a^1, il rapporto fra la lunghezza e la larghezza delle *Gyge* stesse, con b e b^1 i rapporti fra lunghezza del corpo e lunghezza degli arti toracici, con c e c^1 la grandezza delle *Gebia*, possiamo avere i seguenti casi:

1° Caso

$$\begin{aligned} a &= a^1 \\ b &= b^1 \\ c &\neq c^1 \text{ (1)}. \end{aligned}$$

Cioè le due *Gyge* sono al medesimo grado di parassitismo indipendentemente dalla grandezza della *Gebia*

---

[1] Per $\neq$ (disuguale) voglio intedere con un mantello branchiale tale da non portare nessuno impedimento all' ulteriore sviluppo della *Gyge*.

2° Caso
$$a < a^1 \qquad b = b^1 \qquad c < c^1$$

anche qui le due *Gyge* sono allo stesso grado di parassitismo, e la differenza di rapporto fra lunghezza e larghezza dipende dalla grandezza della *Gebia.*

Si potrebbe qui obbiettare che a è minore di a^1 non perchè la prima *Gyge* ha una lunghezza minore della seconda, anzi hanno lunghezza eguale, ma perchè quella è più larga dell' altra, e quindi c dovrebbe essere maggiore di c^1. Quest' osservazione non può essere accettata, poichè abbiamo precedentemente visto che nel caso le due *Gyge* abbiano uguale lunghezza, ma differente larghezza, gli arti dell' una non sono mai corrispondenti in lunghezza agli omologhi dell' altra; dovrebbe essere, quindi, anche $b < b^1$, come si ha per le *Gyge* 6ª e7ª, 2ª e 3ª della tabella III b.

3° Caso
$$a = a^1 \qquad b < b^1 \qquad c = c^1.$$

Qui le due *Gyge,* pur avendo eguale il rapporto fra lunghezza e larghezza, sono diversamente progredite in parassitismo per essere le due *Gebie* eguali.

4° Caso
$$a < a^1 \qquad b < b^1 \qquad c = c^1.$$

Le due *Gyge* sono a diverso grado di parassitismo indipendemente dalla grandezza delle *Gebie.*

D. Modificazioni negli arti addominali.

Gli arti addominali, nelle *Gyge* libere, sono in numero di cinque formati da due articoli cilindrici e pressochè uguali di cui il secondo porta un lungo ciuffo di peli uguali nella lunghezza a quella di tutto l'arto che è di μ 32.

Anche di questi arti l'animale si aiuta per nuotare nell' acqua.

Nell' animale divenuto parassita questi cinque arti hanno una forma differentissima dalla sopradescritta (vedi fig. 6). Ciascun arto si trasforma in una lamina discoidale, od anche bilobata, che si attacca per un sol punto alla superficie inferiore ed è libera per tutto il resto. La maggiore grandezza di questi arti coincide colla maggiore grandezza dell' animale; essa va gradatamente scemando dal primo all' ultimo arto.

La trasformazione degli arti addominali, così come si osserva nella *Gyge branchialis* è, si può dire, un fatto comune nei crostacei, di guisa che, nel caso della *Gyge*, si potrebbe senz' altro per analogia, senza invocare l'azione dello stato parassitario, riportare la trasformazione avvenuta ad un fatto ereditario. Se non che noi osserviamo che un maggiore sviluppo dell' animale coincide anche con un maggiore sviluppo delle palette contrariamente a quanto si osserva negli arti toracici. Tale fatto ci dice che la trasformazione in palette, avvenuta per fattori ereditari, è coadiuvata e sviluppata anche da una nuova possibile funzione. Io penso, basandomi e sull' osservazione diretta sul modo col quale la *Gyge* si attacca all' ospite e sulle qualità della superficie stessa della palette, che queste agiscano come lamine di fissazione per adesione colla superficie interna del cefalotorace delle branchie della *Gebia*.

Seguono agli arti addominali nella libera *Gyge* due processi, uno per lato, della lunghezza di μ 48 ciascuno portanti, all' estremità libera, un ciuffo di lunghe setole, ed alla base si innalza un exopodite. Hanno un movimento molto celere dall' indentro in fuori e viceversa.

Servono come organo di appoggio, poichè, facendo l'animale libero punto fisso con essi, può ravvoltolare, come una palla, tutto il corpo.

Questi processi nell' animale parassita degenerano in due appendici molli e lanceolate infissi nell' ultimo segmento del corpo (vedi fig. 2).

Ho tentato di mantenere in vita gli embrioni di *Gyge*, allo scopo di potere osservare uno sviluppo maggiore degli organi della locomozione ed impedire l'influenza del parassitismo; però, per quante cautele abbia usate, tuttavia l'animale, dopo pochi giorni, finiva per morire.

Ciò mi dimostra che perchè l'animale continuasse la sua evoluzione aveva bisogno assolutamente di fissarsi; la vita parassitaria nelle generazioni precedenti ha lasciato tali impronte nello sviluppo ontogenetico delle generazioni successive, che non è possibile in uno spazio di tempo brevissimo annullarle usufruendo artificialmente di un ambiente diverso da quello di una vita parassitaria.

II. Modificazioni indotte negli arti toracici della Gyge branchialis dal passaggio dalla vita parassitaria alla vita libera.

Si è visto nel capitolo precedente le varie modificazioni che la *Gyge* subisce nel passaggio dalla vita libera alla vita parassitaria; modificazioni determinate, la maggior parte, dalle nuove modalità di vita in cui l'animale viene a trovarsi.

Se questo nuovo ambiente venisse a mancare, si ripristinasse cioè l'antico modo di vivere liberamente, dovrebbero accadere nella nostra *Gyge*, perchè ne sia garentita l'esistenza, dei processi tendenti a portare delle modificazioni compatibili col nuovo stato di vita dell' animale.

Sarebbe stato forse assai importante vedere le differenze che potevano esistere fra *Gyge* vissute sempre liberamente, cioè senza esser passate per la vita parassitaria, e *Gyge* lasciate vivere liberamente dopo tolte dall' ospite. Ma ciò non mi è stato possibile perchè da una parte la *Gyge* libera nei primi stadii di sviluppo va incontro alla morte se non riesce a fissarsi, dall' altra non mi è riuscito mantenere a vita libera la *Gyge* tolta dall' ospite per uno spazio di tempo maggiore di 23 giorni.

Mi son limitato a vedere in questo capitolo le modificazioni che avvengono nei soli arti toracici, come che questi presentano caratteri evoluti più salienti.

La *Gyge*, liberata dall' ospite, era messa in un bicchier d'acqua di mare in cui immergevo anche delle alghe sulle quali essa poteva trovare dei punti d'appoggio per muoversi. Nel bicchiere facevo poi gocciolare dell' altra acqua di mare affinchè l'animale trovasse sempre un ambiente ben ossigenato.

Contrariamente a quanto asseriscono CORNALIA e PANCERI, cioè: che la *Gyge* staccata dall' ospite muore dopo parecchie ore, io, sperimentando nel modo sopradetto, ho potuto mantenerla in vita per parecchio tempo, fino a 23 giorni. La vita dell' animale si protraea di più quando la temperatura ambiente era piuttosto bassa (9° o 10° C).

Durante il periodo di vita libera creata artificialmente, per numerose osservazioni fatte, mi è risultato che la lunghezza e la larghezza dell' animale rimangono pressochè invariate, ciò che del resto era prevedibile pensando al breve periodo d'esperimentazione.

Appena morta la *Gyge* ne distaccavo gli arti e li misuravo talvolta a fresco tal' altra fissati in sublimato acetico od in liquido di ZENKER e poi colorati.

Nella tabella seguente diamo le misure eseguite sui singoli articoli degli arti toracici di *Gyge* sia parassite che messe a vivere vita libera (p. 67).

— Si sono accresciuti ed in che rapporto gli arti della *Gyge* messa a vita libera?

Uno sguardo alla tabella precedente ci dà una risposta decisamente affermativa; anzi gli arti di quel lato che nella *Gyge* parassita sono i

Tabella IV.

a. Misure prese su *Gyge* parassite.

Parassita		Coxopodite		Basipodite		Ischiopodite		Meropodite		Lunghezza totale dell' arto	Rapporto fra lunghezza del corpo e lunghezza dell' arto	Osservazioni
Lungh.	Largh.	Lungh.	Largh.	Lungh.	Largh.	Lungh.	Largh.	Lungh.	Largh.			
mm	mm	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	mm		
1) 7,50	6	576	432	400	320	336	240	320	208	1,632	1 : 4,59558	Sul 7° arto tor. fisso superior.
2) 8	6	608	448	400	272	320	192	288	144	1,616	1 : 4,96049	» 6° » » » »
3) 8	6	—	—	432	288	336	208	304	176	—	—	» 7° » » » »
4) 6,5	5	560	448	336	288	304	176	272	128	1,472	1 : 4,41576	» 7° » » » inferior.
5) 6,5	5	560	464	336	176	304	144	272	128	1,472	1 : 4,41576	» 7° » » » »
6) 3	2	288	192	240	144	176	112	160	80	0,864	1 : 3,47222	» 6° » » » superior.
7) 7	5,5	480	480	448	304	384	224	320	176	1,632	1 : 4,28921	» 7° » » » »
8) 5,5	4	512	352	416	256	336	192	256	160	1,520	1 : 3,59807	» 7° » » » »
5,5	4	432	336	400	240	320	176	256	144	1,398	1 : 3,93419	» 6° » » » »
5,5	4	400	400	336	240	256	176	220	144	1,232	1 : 4,46428	» 5° » » » »
5,5	4	352	384	304	240	240	160	240	144	1,136	1 : 4,82500	» 4° » » » »
5,5	4	320	272	272	192	240	160	224	112	1,056	1 : 5,20533	» 2° » » » »
9) 4,5	3,5	368	288	288	192	240	128	224	128	1,120	1 : 4,01785	» 7° » » » »
4,5	3,5	352	272	288	192	240	128	224	128	1,104	1 : 4,07608	» 6° » » » »
4,5	3,5	352	272	288	176	224	128	224	128	1,088	1 : 4,13602	» 5° » » » »
4,5	3,5	320	272	256	160	208	112	192	112	0,976	1 : 4,62565	» 4° » » » »
4,5	3,5	304	272	240	160	208	112	192	112	0,944	1 : 4,76694	» 3° » » » »
4,5	3,5	288	208	240	160	192	128	176	112	0,896	1 : 5,02232	» 2° » » » »
4,5	3,5	256	224	224	128	160	96	160	96	0,800	1 : 5,62500	» 1° » » » »
10) 7,75	5	640	560	544	384	448	288	400	220	2,032	1 : 3,81397	» 7° » » » »
7,75	5	640	560	512	368	448	272	384	240	1,984	1 : 3,90625	» 6° » » » »
7,75	5	608	560	480	368	416	240	372	224	1,876	1 : 4,13113	» 5° » » » »
7,75	5	576	544	448	320	384	240	352	208	1,760	1 : 4,40340	» 4° » » » »
7,75	5	480	480	400	304	352	240	320	192	1,552	1 : 4,99355	» 3 » » » »
7,75	5	480	544	368	272	304	192	304	176	1,456	1 : 5,32280	» 2° » » » »
7,75	5	400	448	352	240	304	176	288	160	1,334	1 : 5,80959	» 1° » » » »
11) 7,75	5	480	416	432	240	368	192	320	176	1,600	1 : 4,84375	Sul 7° arto tor. fisso inferior.
7,75	5	464	480	400	224	368	192	320	160	1,552	1 : 4,99355	» 6° » » » »
7,75	5	432	400	400	224	352	208	320	160	1,504	1 : 5,12292	» 5° » » » »

Parassita		Coxopodite		Basipodite		Ischiopodite		Meropodite		Larghezza totale dell' arto	Rapporto fra lunghezza del corpo e lunghezza dell' arto	Osservazioni
Lungh.	Largh.	Lungh.	Largh.	Lungh.	Largh.	Lungh.	Largh.	Lungh.	Largh.			
mm	mm	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	mm		
7,75	5	416	368	368	208	336	192	320	160	1,440	1 : 5,38125	Sul 4° arto tor. fisso inferior.
7,75	5	400	368	368	208	320	192	304	176	1,392	1 : 5,56752	» 3° » » » »
7,75	5	368	352	320	208	320	176	304	160	1,312	1 : 5,90701	» 2° » » » »
7,75	5	352	352	320	224	288	176	288	160	1,248	1 : 6,20993	» 1° » » » »
12) 6	4	512	432	400	272	352	192	336	160	1,600	1 : 3,75000	» 7° » » » superior.
6	4	512	448	384	240	336	192	320	160	1,552	1 : 3,86597	» 6° » » » »
6	4	480	400	368	208	304	192	304	144	1,456	1 : 4,12087	» 5° » » » »
6	4	480	400	368	224	304	192	304	160	1,456	1 : 4,12087	» 4° » » » »
6	4	432	320	352	208	288	160	288	144	1,340	1 : 4,47761	» 3° » » » »
6	4	400	384	304	208	272	160	272	144	1,248	1 : 4,80769	» 2° » » » »
6	4	384	352	288	192	256	160	256	128	1,184	1 : 5,06756	» 1° » » » »
13) 6	4	432	352	352	224	320	176	288	160	1,392	1 : 4,31034	» 7° » » » inferior.
6	4	400	352	320	224	288	160	288	144	1,296	1 : 4,62962	» 6° » » » »
6	4	384	480	304	208	272	160	272	144	1,232	1 : 4,87012	» 5° » » » »
6	4	384	352	304	208	256	160	256	144	1,200	1 : 5,00000	» 4° » » » »
6	4	320	304	288	208	256	160	272	144	1,136	1 : 5,28169	» 3° » » » »
6	4	320	304	272	192	240	160	256	144	1,088	1 : 5,51470	» 2° » » » »
6	4	288	320	240	192	208	144	240	160	0,976	1 : 6,14754	» 1° » » » »
14) 6	4,5	432	352	352	224	320	176	288	144	1,392	1 : 4,31034	» 7° » » » superior.
6	4,5	400	352	336	208	304	160	272	144	1,312	1 : 4,57309	» 6° » » » »
6	4,5	400	400	336	208	304	160	272	144	1,312	1 : 4,57309	» 5° » » » »
6	4,5	400	384	304	192	272	160	256	160	1,232	1 : 4,87012	» 4° » » » »
6	4,5	384	352	304	192	256	160	256	144	1,200	1 : 5,00000	» 3° » » » »
6	4,5	368	336	304	208	256	160	256	160	1,185	1 : 5,06329	» 2° » » » »
6	4,5	320	352	272	176	240	144	240	144	1,072	1 : 5,59682	» 1° » » » »
15) 6	4,5	384	400	336	192	288	160	272	144	1,280	1 : 4,68750	» 7° » » » »
6	4,5	368	256	320	192	272	160	256	144	1,216	1 : 4,93421	» 6° » » » »
6	4,5	368	400	288	192	256	160	256	428	1,168	1 : 5,13690	» 5° » » » »
6	4,5	336	352	272	176	256	144	240	128	1,104	1 : 5,43478	» 4° » » » »
6	4,5	320	320	272	176	256	144	240	128	1,088	1 : 5,51470	» 3° » » » »
6	4,5	320	384	256	160	240	144	240	128	1,056	1 : 5,68181	» 2° » » » »
6	4,5	288	320	256	160	224	144	224	128	0,992	1 : 6,04838	» 1° » » » »
16) 7	5,25	560	448	432	304	352	256	320	176	1,664	1 : 4,20673	» 7° » » » superior.

7	5,25	544	416	416	272	352	256	320	176	1.632	1: 4,28981	Sul 6° arto tor. fisso superior.
7	5,25	528	416	400	256	352	256	320	160	1,600	1: 4,37500	» 5° » » » »
7	5,25	480	400	352	240	320	224	304	160	1,456	1: 4,80769	» 4° » » » »
7	5,25	432	432	336	240	288	224	288	160	1,334	1: 5,20833	» 3° » » » »
7	5,25	400	384	320	224	272	224	288	160	1,280	1: 5,46875	» 2° » » » »
7	5,25	336	384	288	208	256	208	256	160	1,134	1: 6,172839	» 1° » » » »
17) 7	5,25	432	448	384	256	352	224	320	160	1,488	1: 4,70396	» 7° » » » inferior.
7	5,25	432	464	368	240	320	240	320	144	1,440	1: 4,86111	» 6° » » » »
7	5,25	400	432	368	240	320	224	304	144	1,392	1: 5,02801	» 5° » » » »
7	5,25	368	416	336	224	304	208	288	144	1,296	1: 5,40123	» 4° » » » »
7	5,25	352	448	320	224	272	208	272	144	1,216	1: 5,75657	» 3° » » » »
7	5,25	320	448	304	224	272	208	272	144	1,168	1: 5,99315	» 2° » » » »
7	5,25	320	488	288	208	256	208	256	144	1,120	1: 6,25000	» 1° » » » »
18) 6,5	5	528	384	432	256	384	208	336	176	1,680	1: 3.86900	» 7° » » » superior.
6,5	5	480	384	400	224	352	208	336	176	1,568	1: 4,14540	» 6° » » » »
6,5	5	480	448	368	240	320	208	320	176	1,488	1: 4,36827	» 5° » » » »
6,5	5	416	400	336	240	320	208	304	160	1,376	1: 4,72383	» 4° » » » »
6,5	5	384	400	320	256	288	192	288	160	1,280	1: 5,078125	» 3° » » » »
6,5	5	320	448	288	224	256	192	256	160	1,120	1: 5,80357	» 1° » » » »
19) 6,5	5	496	368	400	192	336	176	304	160	1,536	1: 4,23177	» 7° » » » inferior.
6,5	5	448	368	368	192	320	160	304	160	1,440	1: 4,51250	» 6° » » » »
6,5	5	400	400	336	192	288	160	288	160	1,312	1: 4,95426	» 5° » » » »
6,5	5	384	400	320	208	272	160	272	144	1,248	1: 5,20833	» 4° » » » »
6,5	5	352	448	304	192	272	160	272	144	1.200	1: 5,41666	» 3° » » » »
6,5	5	336	448	304	176	256	160	256	144	1,152	1: 5,71916	» 2° » » » »
6,5	5	320	448	288	176	256	160	240	144	1,104	1: 5,88806	» 1° » » » »
20) 8	5,5	672	560	480	320	400	256	368	176	1,920	1: 4,11718	» 7° » » » superior.
8	5,5	640	560	480	320	400	256	352	176	1,872	1: 4,27350	» 6° » » » »
8	5,5	592	560	448	288	368	240	352	176	1,760	1: 4,52272	» 5° » » » »
8	5.5	560	560	416	288	352	240	336	176	1,664	1: 4,80769	» 4° » » » »
8	5,5	512	560	368	272	336	240	336	176	1,552	1: 5.15463	» 3° » » » »
8	5,5	480	560	336	240	320	208	320	176	1,456	1: 5,49450	» 2° » » » »
8	5,5	480	560	320	240	304	208	304	176	1,408	1: 5,68181	» 1° » » » »
21) 8	5,5	608	448	448	288	384	240	352	176	1,792	1: 4,46428	» 7° » » » inferior.
8	5,5	544	576	432	272	368	240	336	176	1,680	1: 4,76190	» 6° » » » »
8	5,5	512	296	400	272	336	240	336	176	1,584	1: 5,05050	» 5° » » » »
8	5,5	480	576	384	256	320	224	320	176	1,504	1: 5,31250	» 4° » » » »
8	5,5	464	576	336	256	320	224	320	176	1,440	1: 5,55555	» 3° » » » »
8	5,5	464	576	320	224	288	192	288	160	1,360	1: 5,88235	» 2° » » » »

Parassita		Coxopodite		Basipodite		Ischiopodite		Meropodite		Larghezza totale dell' arto	Rapporto fra lunghezza del corpo e lunghezza dell' arto	Osservazioni
Lungh.	Largh.	Lungh.	Largh.	Lungh.	Largh.	Lungh.	Largh.	Lungh.	Largh.			
mm	mm	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	mm		
8	5,5	384	576	304	224	272	192	240	160	1,200	1 : 6,66666	Sul 1° arto tor. fisto inferior.
8	6,5	608	448	400	288	352	224	336	176	1,696	1 : 4,71757	» 7° » » » superior.
22) 8	6,5	560	512	384	288	352	224	336	176	1,632	1 : 4,90196	» 6° » » » »
8	6,5	544	512	352	256	352	224	320	160	1,568	1 : 5,10204	» 5° » » » »
8	6,5	512	512	336	256	320	208	320	160	1,488	1 : 5.28225	» 4° « » » »
8	6,5	480	480	320	240	304	208	304	160	1,408	1 : 5,68181	» 3° » » » »
8	6,5	448	480	320	240	288	208	304	160	1,360	1 : 5,88235	» 2° » » » »
8	6,5	400	336	320	240	288	192	272	160	1,260	1 : 6,349206	» 1° » » » »
23) 8	6,5	496	448	384	240	320	192	256	144	1,456	1 : 5,49450	» 7° » » » inferior.
8	6,5	464	448	368	240	304	192	304	144	1,440	1 : 5,55555	» 6° » » » »
8	6,5	416	480	352	240	320	192	304	144	1,395	1 : 5,74712	» 5° » » » »
8	6,5	384	480	336	240	304	192	304	160	1,328	1 : 6,02409	» 4 » » » »
8	6,5	368	560	320	224	304	192	288	160	1,286	1 : 6,22083	» 3° » » » »
8	8,5	368	560	320	224	288	192	288	160	1,264	1 : 6,32919	» 2° » » » »

Tabella IV^a^.

b. Misure eseguite su *Gyge* tolte dall' ospite e messe a vita libera.

Parassita		Coxopodite		Basipodite		Ischiopodite		Meropodite		Lungh. totale arto toracico	Rapporto fra lungh. corpo e lungh. arto	Osservazioni
Lungh.	Largh.	Lungh.	Largh.	Lungh.	Largh.	Lungh.	Largh.	Lungh.	Largh.			
mm	mm	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	mm		
1) 8	6	624	432	416	256	336	208	304	160	1,680	1 : 4,76190	Misure sul 6° arto di Gyge vissuta 4 giorni a vita libera
8	6	640	448	416	256	352	192	304	160	1,712	1 : 4,67289	» » 7° do.
2) 7	5,25	496	512	400	240	352	208	320	192	1,568	1 : 4,46428	» » 7° arto fisso inferiormente di Gyge vissuta 4 giorni a vita libera.
7	5,25	480	560	384	240	320	192	304	192	1,488	1 : 4,70396	» » 6° do.
7	5,25	480	560	352	240	288	192	288	192	1,408	1 : 4,97159	» » 5° do.

7	5,25	400	464	320	240	288	192	288	192	1,296	1 : 5,40123	»	»	4°	do.
7	5,25	368	448	304	272	272	176	272	176	1,216	1 : 5,75657	»	»	3°	do.
7	5,25	336	416	240	240	272	160	272	144	1,120	1 : 6,25000	»	»	2°	do.
7	5,25	320	400	240	240	272	176	256	144	1,088	1 : 6,43382	»	»	1°	do.
3) 6	5	448	440	352	208	272	160	256	128	1,328	1 : 4,89382	›	»	7°	arto di Gyge vissuta 2 giorni a vita libera.
4) 6	4	448	416	400	256	336	160	320	144	1,504	1 : 3,92280	»	»	7°	arto di Gyge vissuta 8 giorni a vita libera.
5) 4	3	336	256	304	192	256	160	240	144	1,136	1 : 3,52112	»	»	4°	fisso superior di Gyge vissuta 5 giorni a vita libera.
4	3	320	256	288	176	224	144	240	160	1,056	1 : 3,78787	»	»	3°	do.
4	3	320	256	272	176	224	144	224	144	1,008	1 : 3,96828	»	»	2°	do.
4	3	288	240	256	160	208	128	208	128	0,960	1 : 4,16666	»	»	1°	do.
6) 4	3	464	304	384	256	304	176	272	160	1,424	2 : 2,80898	»	»	7°	arto fisso inferior di Gyge vissuta 8 giorni a vita libera.
4	3	432	304	352	224	288	160	256	144	1,328	1 : 3,01204	›	»	6°	do.
4	3	384	256	336	192	256	160	256	144	1,232	1 : 3,24675	»	»	5°	do.
4	3	368	240	320	176	240	144	240	144	1,168	1 : 3,42551	»	»	4°	do.
4	3	352	240	288	176	240	144	224	144	1,104	1 : 3,62317	»	»	3°	do.
4	3	320	224	272	160	224	144	208	128	1,024	1 : 3,90625	»	»	2°	do.
4	3	288	224	240	160	192	128	186	112	0,906	1 : 4,41523	»	›	do.	do.
7) 5	4	432	352	352	272	272	176	272	144	1,328	1 : 3,76423	»	»	7°	arto fisso superior di Gyge vissuta 14 giorni a vita libera.
5	4	400	336	336	256	272	176	256	144	1,264	1 : 3,95569	»	»	6°	do.
5	4	400	336	320	240	272	176	240	144	1,232	1 : 4,05844	»	»	5°	do.
5	4	400	336	304	224	256	160	240	144	1,200	1 : 4,16666	»	»	4°	do.
5	4	368	320	288	224	240	160	224	144	1,120	1 : 4,46446	»	»	3°	do.
5	4	304	272	256	176	224	160	208	144	0,992	1 : 5,04032	»	»	2°	do.
5	4	256	240	240	144	192	112	192	112	0,880	1 : 5,68181	»	»	1°	do.
8) 5	4	432	352	352	192	288	128	256	128	1,328	1 : 3,76423	»	»	7°	arto tor. fisso inferior. della preced. Gyge.
5	4	400	320	336	192	272	144	256	128	1,264	1 : 3,95569	»	»	6°	do.
5	4	400	320	320	192	272	160	256	128	1,248	1 : 4,00641	»	»	5°	do.
5	4	400	304	304	176	256	144	240	128	1,200	1 : 4,16666	»	»	4°	do.
5	4	352	340	288	160	240	144	208	128	1,088	1 : 4,59559	»	»	3°	do.
5	4	288	272	256	160	208	144	208	112	0,960	1 : 5,20833	»	»	2°	do.

Parassita		Coxopodite		Basipodite		Ischiopodite		Meropodite		Lungh. totale arto toracico	Rapporto fra lungh. corpo e lungh. arto	Osservazioni
Lungh.	Largh.	Lungh.	Largh.	Lungh.	Largh.	Lungh.	Largh.	Lungh.	Largh.			
mm 5	mm 4	μ 240	μ 272	μ 208	μ 144	μ 192	μ 112	μ 192	μ 112	mm 0,832	1 : 6,00961	Misure sul 1° arto tor. fisso inferior. della preced. Gyge.
9) 4,5	5,5	352	272	304	192	240	128	224	112	1,120	1 : 4,01785	» » 7° arto fisso superior. di Gyge vissuta 18giorni a vita libera.
4,5	3,5	336	272	288	192	240	128	224	112	1,088	1 : 4,13602	» » 6° do.
4,5	3,5	320	272	256	192	208	128	192	112	0,976	1 : 4,61065	» » 5° do.
4,5	3,5	320	272	240	192	208	128	176	96	0,944	1 : 4,77860	» » 4° do.
4,5	3,5	272	240	224	160	192	128	160	96	0,848	1 : 5,30660	» » 3° do.
4,5	3,5	240	224	224	160	176	128	160	96	0,800	1 : 5,62500	» » 2° do.
4,5	3,5	240	192	208	160	176	128	160	96	0,784	1 : 5,73979	» » 1° do.
10) 4,5	3,5	336	240	288	192	240	112	224	112	1,088	1 : 4,13602	» » 7° arto fisso infer. della preced. Gyge.
4,5	3,5	320	240	288	176	240	112	224	112	1,072	1 : 4,19776	» » 6° do.
4,5	3,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
4,5	3,5	320	304	240	160	224	112	208	96	0,992	1 : 4,53629	» » 4° do.
4,5	3,5	304	304	224	160	208	112	192	96	0,928	1 : 4,84913	» » 3° do.
4,5	3,5	272	288	208	160	192	112	176	96	0,848	1 : 5,30660	» » 2° do.
4,5	3,5	240	256	208	128	176	112	160	96	0,784	1 : 5,73979	» » 1° do.
11) 3	2	272	160	224	128	176	96	160	80	0,832	1 : 3,60576	» » 4° fisso inf. di Gyge vissuta 16 giorni a vita lipera.
3	2	256	144	224	128	176	96	160	80	0,816	1 : 3,67647	» » 3° do.
3	2	240	144	208	112	160	96	160	80	0,768	1 : 3,90624	» » 2° do.
3	2	240	144	176	96	160	80	144	80	0,720	1 : 4,16666	» » 1° do.
12) 3	2	288	192	240	144	192	112	160	112	0,880	1 : 3,40999	» » 4° fisso sup. della pec. Gyge.
3	2	256	160	224	144	192	112	160	112	0,832	1 : 3,60576	» » 3° do.
3	2	240	176	208	144	160	112	160	112	0,784	1 : 3,82653	» » 2° do.
3	2	240	176	176	128	160	128	144	96	0,752	1 : 3,98949	» » 1° do.
13) 4,5	3,5	464	274	384	160	272	128	256	96	1,376	1 : 3,197671	» » 7° arto tor. fisso inf. di una Gyge vissuta 23 giorni a vita libera.
4,5	3,5	432	304	368	176	272	144	256	128	1,328	1 : 3,38856	» » 6° do.

	4,5	3,5	432	304	368	176	256	144	256	128	1,312	1 : 3,42988	»	»	5° do.
	4,5	3,5	400	304	320	176	256	144	240	144	1,216	1 : 3,70065	»	»	4° do.
	4,5	3,5	400	304	320	176	256	160	240	144	1,216	1 : 3,70065	»	»	3° do.
	4,5	3,5	368	304	320	176	256	160	224	128	1,168	1 : 3,85273	»	»	2° do.
	4,5	3,5	368	288	304	176	256	144	208	112	1,136	1 : 3,96126	»	»	1° do.
14)	3	2	320	208	272	144	192	96	192	96	0,976	1 : 3,07377	»	»	7° arto tor. fisso inf. di una Gyge vissuta 13 giorni a vita libera.
	3	2	304	208	272	128	192	96	192	96	0,960	1 : 3,12500	»	»	6° do.
	3	2	272	208	256	128	192	96	192	96	0,912	1 : 3,28947	»	»	5° do.
	3	2	256	176	240	128	192	96	176	96	0,864	1 : 3,47222	»	»	4° do.
	3	2	240	176	224	128	192	96	176	96	0,852	1 : 3,52112	»	»	3° do.
	3	2	240	160	208	96	176	80	176	80	0,800	1 : 3,75000	»	»	2° do.
	3	2	192	112	192	128	160	80	160	80	0,704	1 : 4,26136	»	»	1° do.
15)	4,25	3,5	464	272	368	176	272	160	256	160	1,360	1 : 3,12500	»	»	7° arto fisso superior di una Gyge vissuta 17 giorni a vita libera.
	4,25	3,5	448	304	336	192	272	160	256	—	1,312	1 : 3,23932	»	»	6° do.
	4,25	3,5	448	320	336	192	272	160	256	160	1,312	1 : 3,23932	»	»	5° do.
	4,25	3,5	432	320	336	192	256	160	240	144	1,264	1 : 3,35838	»	»	4° do.
	4,25	3,5	400	288	320	192	256	160	240	144	1,216	1 : 3,49506	»	»	3° do.
	4,25	3,5	352	224	304	176	256	144	240	128	1,152	1 : 3,68871	»	»	2° do.
	4,25	3,5	352	240	304	176	240	144	224	128	1.120	1 : 3,79464	»	»	1° do.

più corti, nella *Gyge* messa a vita libera, oltre ad accrescersi in rapporto alla lunghezza propria, finiscono per oltrepassare in lunghezza gli arti dell' opposto lato dell' animale parassita, che, come precedentemente abbiamo osservato, sono i più lunghi.

Tabella Vª.

Rapporti medii fra lungh. del corpo delle *Gyge* parass. e lungh. arti toracici fissi superiormente al cefalotorace delle branchie della *Gebia* e che sono i più lunghi	Arto	Rapporti medii fra lunghezza del corpo delle *Gyge* tolte dall' ospite e lasciate a vita libera e gli arti toracici che erano stati fissi inferiormente e quindi erano i più corti	Rapporti medii fra lungh. del corpo delle *Gyge* parass. e lungh. arti toracici fissi superiormente al cefalotorace delle branchie della *Gebia* e che sono i più lunghi	Arto	Rapporti medii fra lunghezza del corpo delle *Gyge* tolte dall' ospite e lasciate a vita libera e gli arti toracici che erano stati fissi inferiormente e quindi erano i più corti
1 : 4,11211	7°	1 : 3,57416	1 : 5084865	3°	1 : 4,23585
1 : 4,27934	6°	1 : 3,73050	1 : 5,33989	2°	1 : 4,59716
1 : 4,46116	5°	1 : 3,78882	1 : 5,78056	1°	1 : 4,99681
1 : 4,63083	4°	1 : 4,04390			

Ciò che precedentemente si è detto risulta evidente mettendo a confronto (vedi tabella V^a^) la media ottenuta a pag. 73 dei rapporti fra lunghezza del corpo della *Gyge* parassita e quella di ciascuno degli arti fissi superiormente, e che sono perciò i più lunghi, con la media degli stessi rapporti dedotti nella *Gyge* messa a vita libera per gli arti che erano stati fissi inferiormente e che perciò erano i più corti.

Venendo ad un caso particolare, confrontiamo la *Gyge* no. 13 della tabella IV^a capo *b* con la *Gyge* no. 9 della stessa tabella IV^a capo *a*. Queste due *Gyge* hanno uguale la lunghezza e la larghezza del corpo, ed è presumibile quindi che siano quasi allo stesso grado di evoluzione, ed allo stato parassitario entrambe presentassero un' eguale lunghezza negli arti rispettivi. Ebbene, la prima *Gyge* ha ogni singolo arto più sviluppato in lunghezza dell' omologo dell' altra *Gyge*; ed è bene notare che confrontiamo gli arti fissi inferiormente dell' una *Gyge* con quelli fissi superiormente (e quindi più lunghi) dell' altra *Gyge*. Lo stesso dicasi se confrontiamo la *Gyge* no. 15 della tabella IV^a *b* colla stessa *Gyge* no. 9 della tabella IV *a*; quantunque la prima, pur presentando eguale larghezza, presenta a suo svantaggio, nel confronto, una lunghezza del corpo minore della seconda.

Analizzando le due tavole della su esposta tabella IV, si riscontra che di due *Gyge* presentanti la medesima lunghezza e larghezza del corpo, quella messa a vita libera (no. 9 tab. IV^a *b*) tutt' altro che presentare i suoi arti più sviluppati della *Gyge* parassita (no. 9 tab. IV^a *a*), li mostra, invece, meno lunghi. Poichè per la *Gyge* messa a vita libera manca il dato della lunghezza dei suoi arti quando era a vita parassitaria, in quanto che la misurazione degli arti della *Gyge* appena liberata dall' ospite riesce assai nociva all' ulteriore mantenimento a vita libera di essa, io non posso asserire che le due *Gyge* benchè abbiano eguale lunghezza e larghezza del corpo, siano allo stesso grado di sviluppo; anzi è da supporre, per i risultati, potremmo dire concordi, avuti in tutti gli altri casi, che la *Gyge* al momento di esser messa a vita libera si trovasse, sia per la grandezza dell' ospite, sia per ragioni che sfuggono alla osservazione, in uno stadio di parassitismo più progredito dell'altra, e che perciò, avendo arti meno sviluppati, questi, nel nuovo ambiente, non avessero avuto il tempo a divenire più lunghi di quelli corrispondenti della *Gyge* fissa. Se si pensi poi che quanto più un essere è progredito nella sua vita parassitaria altrettanto più difficilmente si riesce a modificarlo, riportandolo a vita libera, la ipotesi che la *Gyge* in parola fosse più progredita in parassitismo non parrà inverosimile. — Se nel capo *b* della tabella IV^a confrontiamo la *Gyge* no. 11 con quella al no. 14 e la *Gyge* no. 13 con quella al no. 15, le quali hanno rispettivamente eguale lunghezza e larghezza del corpo, ma sono vissute liberamente, dopo tolte dall' ospite, un numero di giorni differente, vedremo che quanto più la *Gyge* è vissuta a vita libera tanto più i suoi arti sono sviluppati in lunghezza.

— Nella stessa tabella IV^{a} capo *b* se confrontiamo gli arti toracici fissi superiormente con quelli fissi inferiormente al cefalotorace delle branchie della *Gebia*, essi o sono uguali in lunghezza o differiscono per quantità piccolissime. Ed interessa notare che sebbene la lunghezza dell' arto sia identica, pure, in alcuni arti, la lunghezza dei singoli articoli non è poi corrispondente. Quindi dopo un certo tempo che la *Gyge* è vissuta a vita libera, dopo tolta dall' ospite, per la statica dell'animale, gli arti di un lato hanno raggiunto o quasi in lunghezza gli omologhi del lato opposto.

— L'accrescimento dei singoli arti procede egualmente per tutti in maniera che in definitiva tutti conservino, pur accrescendosi, la stessa differenza di lunghezza? L'esame della tabella seguente ci dice di no.

Tabella VI^{a}.

Rapporto fra lungh. del corpo e lungh. arti della Gyge No. 9 tabella IV a	Differenze	Rapporto fra lungh. corpo e lungh. arti della Gyge No. 13 tab. IV b	Differenze	Rapporto fra lungh. corpo e lungh. arti della Gyge No. 15 tab. IV^{a} b	Differenze	Arti
1: 5.62500		1: 3,96126		1: 3,79464		1°
	0,60268		0,10853		0,10593	
1: 5,02232		1: 3,85273		1: 3,68871		2°
	0,25538		0,15208		0,18363	
1: 4.76694		1: 3,70065		1: 3,49506		3°
	0,14129		0,00000		0,13668	
1: 4,62565		1: 3.70065		1: 3,35838		4°
	0,48963		0,27077		0,11906	
1: 4,13602		1: 3,42988		1: 3,23932		5°
	0,05994		0,04132		0,00000	
1: 4,07608		1: 3,38856		1: 3,23932		6°
	0,05923		0,19089		0,11432	
1: 4,01785		1: 3,19767		1: 3,12500		7°

Se prendiamo, infatti, i rapporti fra lunghezza del corpo e la lunghezza dei singoli arti per la *Gyge* al no. 9 della tabella IV^{a} *a* e no. 13 e no. 15 della tabella IV^{a} *b* e facciamo le differenze singole per il 6° e 7°; 5° e 6°; 4° e 5°; 3° e 4°; 2° e 3°; 1° e 2° arto, si vede come le cinque ultime sudette differenze di queste seconde *Gyge* si mantengono sempre inferiori delle corrispettive differenze trovate per la prima *Gyge*, mentre la 6ª differenza di quelle è superiore alla rispettiva dell' altra *Gyge*.

Ora se l'aumento in lunghezza degli arti avvenisse per tutti ugualmente, quelle differenze trovate per le *Gyge* liberate dall' ospite e vissute liberamente, dovrebbero essere, se non eguali, di pochissimo differenti da quelle avute per la *Gyge* parassita. Vi ha per ciò un differente accrescimento in lunghezza che è più spiccato nel 1° arto e che va man mano attenuandosi fino al 7°; esso tenderebbe a fare acquistare a tutti gli arti un' eguale lunghezza, così come si aveva nella *Gyge* non ancora fissata.

— Si è visto precedentemente che gli arti della *Gyge* tolta dall' ospite e messa a vita libera aumentano in lunghezza e che questo aumento è più accentuato per quanto l'arto è più corto. Nasce spontaneo domandare quale degli articoli che compongono l'arto prende più viva parte a quest' accrescimento?

A tal uopo nella seguente tabella VIIª al capo *a* si hanno le lunghezze medie dei singoli articoli che compongono l'arto toracico di due *Gyge* che figurano nella tabella IVª *a* coi numeri 16 e 9, ed hanno una lunghezza e larghezza del corpo eguali rispettivamente alle *Gyge* del capo *b* della tabella IVª segnate coi no. 2, 13 e 15 inserite nella tabella VIIª *b*.

Tabella VIIª.

a. Lunghezze medie dei singoli articoli degli arti toracici di *Gyge* parassite.

Coxopodite	Basipodite	Ischiopodite	Meropodite	*Gyge*
μ	μ	μ	μ	
375	338	299	290	No. 16 tab. IV a.
320	260	209	299	No. 9 tab. IV a.

b. Lunghezze medie dei singoli articoli degli arti toracici di *Gyge* tolte dall' ospite e messe a vita libera.

Coxopodite	Basipodite	Ischiopodite	Meropodite	*Gyge*
μ	μ	μ	μ	
411	320	295	286	No. 2 tab. IVª b.
409	343	260	240	No. 13 tab. IVª b.
414	329	289	244	No. 15 tab. IVª b-

Confrontando nella su esposta tabella, le medie d'ogni singolo articolo delle *Gyge* del capo *b* con quelle delle corrispondenti *Gyge* del capo *a* si vede che il coxopodite di quelle è di gran lunga superiore al coxopodite di queste, mentre per gli altri articoli se esse medie non sono eguali, sono di poco superiori. È quindi il coxopodite che più si accresce in lunghezza.

Mercè l'accrescimento degli arti la *Gyge* vissuta per un certo numero di giorni a vita libera, dopo tolta dall' ospite, poteva, sul fondo scabroso d'una bacinella, piena d'acqua di mare, eseguire, sebbene lievemente, dei movimenti di traslazione. L'animale si aggrappava alle sporgenze mediante gli uncini degli arti toracici e spingeva tutto il corpo in avanti: così poteva percorrere piccoli spazii.

Sono certo che se il medesimo esperimento potesse eseguirsi non su una, ma su più generazioni di *Gyge*, si avrebbe la possibilità di mantenere l'animale a vita libera per un periodo di tempo sempre maggiore, e di ottenerne per effetto un aumento sempre più sensibile negli organi della locomozione, si otterebbe sperimentalmente l'inverso di quello che la natura ha operato nello stesso animale dal passaggio dalla vita libera giovanile, a quella parassitaria più adulta.

Si sa che in molti animali quando, per una causa qualsiasi, venga a perdersi una parte di un organo o l'organo intero, si osserva una tendenza a ricostruire la parte perduta.

Gli elementi che debbono operare siffatta rigenerazione debbono mettersi in attività funzionale molte forte, così come quando si forma dal giovine individuo quello adulto. Si ha così un ritorno allo stato embrionale ed una corrispettiva maggiore sensibilità a subire l'influsso dell' ambiente.

Per tale ragione toglievo, dalla *Gyge* liberata dall' ospite, un arto e mettevo l'animale a vivere vita libera.

L'arto rigenerandosi sarebbe stato più atto a sentire l'influsso dell' ambiente libero, e quindi avrebbe dovuto modificarsi più che gli altri arti lasciati in sito.

Se non che dato il breve periodo di tempo in cui ho potuto mantenere in vita la *Gyge* liberata dall' ospite, e dall' altra il fatto che la costruzione dell' arto richiede un tempo molto maggiore, così non ho potuto avere che un accenno a questa rigenerazione.

Nel luogo dell' arto staccato si aveva, in preparati permanenti, una colorazione molto più intensa delle altre parti, indizio di un' attività molto più pronunziata degli elementi costituenti la nuova matrice dell' arto in via di sviluppo. In due arti di una *Gyge*, in cui, anzichè fare l'asportazione totale dell' arto, ho lasciato il solo coxopodite, ho potuto vedere, dopo 23 giorni che l'animale era vissuto a vita libera, che esso coxopodite siera profondamente modificato. Si mostrava di forma cilindrica, molto più lungo che largo mentre il coxopodite dell' omonimo arto lasciato in sito non aveva per nulla cambiato nella sua forma esteriore discoidale. I due muscoli. che prima, originantisi dallo stesso punto, divergevano per inserirsi alle due estremità opposte della base del basipodite, qui invece, convergevano verso il centro in modo da formare un unico muscolo. In un caso in cui ebbi a togliere dallo stesso individuo non uno. ma due arti, lasciando però il coxopodite, trovai che in uno la rigenerazione era più accentuata che nell' altro (fig. 7 e 8).

La fissità della *Gyge* mi aveva fatto sorgere l'idea che vi potesse essere un' atrofia e susseguente degenerazione grassa delle fibre muscolari e delle placche motrici delle fibre nervose degli arti.

A tal scopo, basandomi sulla proprietà che ha il liquido di Flemming, per l'acido osmico che contiene, di colorare in nero i corpuscoli grassi, ho trattato gli arti della *Gyge*, appena tolto dall' ospite, con detto liquido. Non ho però con tal metodo potuto riscontrare nessuna degenerazione delle fibre muscolari.

Gli stessi risultati ho anche ottenuto per le terminazioni nervose, usando il metodo Ranvier al cloruro d'oro.

La non avvenuta atrofia delle fibre muscolari, e la nessuna alterazione delle terminazioni motrici dei nervi, sono per altro ben spiegabili dal fatto che la *Gyge*, dovendo resistere alla forza della corrente d'acqua promossa dalle branchie della *Gebia*, si aggrappa fortemente, per mezzo dei suoi arti toracici, al cefalotorace branchiale dell' ospite, onde i muscoli di detti arti sono sempre in tensione ed in attività funzionale che non permette la degenerazione muscolare.

Infine voglio qui accennare ad un fatto interessante: gli arti toracici distaccati dalla *Gyge* vivente, per un certo tempo, mostravano un movimento dei singoli articoli flettentesi l'uno sull' altro. Questa persistenza di movimento, anche dopo che l'arto era tolto, mi fa credere ad una innervazione intrinseca dovuta a gangli periferici localizzati nell' arto medesimo. Si avrebbe cioè quello che si ha p. es nell' intestino dei vertebrati superiori, nel quale tagliati i nervi provenienti dai centri nervosi, pure esso seguita a muoversi ed a secernere i succhi, senza che perciò la sua funzione sia per un certo tempo disturbata.

Conclusioni.

Da quanto si è precedentemente esposto, si possono trarre le seguenti conclusioni:

I° Tra la *Gyge branchialis* e la *Gebia litoralis* non esiste, come è creduto, un parassitismo nel senso stretto della parola, ma un commensalismo.

II° Nel passaggio dalla vita libera alla vita parassitaria abbiamo che:
  a. La *Gyge branchialis* segue ad accrescersi ma molto più nella larghezza che nella lunghezza.
  b. Le antenne si riducono in lunghezza, così pure le antennule quantunque queste ultime acquistino un terzo articolo.
  c. Gli arti toracici oltre ad aumentare di uno, guadagnano un quarto articolo; quelli dello stesso lato sono disuguagli dai corrispondenti del lato opposto, non solo, ma quelli di uno stesso lato sono disuguali fra di loro; infine si riducono in lunghezza.
  d. Gli arti addominali mostrano il più alto grado di difformazione: da cilindrici, formati di due segmenti, di cui l'ultimo munito di peli, si trasformano in una lamina discoidale, sovente bilobata. A questa trasformazione si ha anche il concorso di cause ereditarie.
  e. Si ha la perdita dell' exopodite di un arto piuttosto considerevole che segue gli arti addominali, e questo stesso si riduce e prende forma lanceolata.

III° Quanto più avanzata è la *Gyge* in parassitismo tanto più ridotti sono i suoi arti toracici.

IV° Mentre l'animale giovine e libero si muove celerissimamente nell' acqua, allo stato adulto è fisso ed anche tolto dall' ospite per un certo tempo non può trasferirsi da un luogo ad un altro.

V° La giovine *Gyge* perchè continui la sua evoluzione deve invadere un ospite.

VI° Nel passaggio dalla vita parassitaria alla vita libera si ha che:
  a. La *Gyge* tolta dall' ospite e messa a vita libera, soddisfacendo a certe condizioni, trae la sua esistenza per più giorni, molto di più nell' inverno intenso che nei primi calori.
  b. Gli arti toracici acquistano uno sviluppo maggiore in lunghezza, che è direttamente proporzionale al tempo vissuto liberamente; quelli di un lato hanno raggiunto o quasi, dopo un certo tempo, quelli dell' opposto lato. L'accrescimento in lunghezza è più accentuato nel 1° arto e va gradatamente scemando verso il 7°, e degli articoli quello che più prende viva parte al questo accrescimento è il coxopodite.
  c. Vi ha possibilità nella *Gyge* di eseguire, dopo un certo numero di giorni vissuti a vita libera brevi movimenti di traslazione.

VII° Nella rigenerazione dell' arto, lasciando il coxopodite, questo si trasforma profondamente: da discoidale, e spesso più largo che lungo, acquista una forma cilindrica. I suoi muscoli convergono verso il centro così da formare un unico muscolo.

VIII° Gli arti toracici della *Gyge* non presentano alcuna alterazione sia muscolare che nervosa.

IX° Negli stessi arti toracici havvi la presenza di gangli nervosi intrinseci che partecipano all' innervazione dei muscoli relativi.

Ringrazio il prof. Sanzo, che dirigeva interinalmente questo Istituto durante il tempo in cui ho eseguito il presente lavoro, dei consigli che mi ha amorevolmente prodigati.

Spiegazione delle figure.

Tavola III.

Fig. 1. *Gebia litoralis* mostrante il tumore prodotto dalla *Gyge branchialis* (Da Cornalia e Panceri).

Fig. 2. *Gyge branchialis* ♀ (idem).

Fig. 3. Embrione di *Gyge branchialis,* appena schiuso dall' uovo.

Fig. 4. Lo stesso molto più sviluppato.

Fig. 5. Schema per mostrare secondo quali assi venivano prese le misure riguardanti la lunghezza e larghezza dei singoli articoli dell' arto.

Fig. 6. Arti addominali della *Gyge* adulta e parassita.

Fig. 7—8. Arti a cui vennero tolti tutti gli altri articoli lasciando il solo coxopodite, in sito, e mostranti un principio di rigenerazione di una *Gyge* tolta dall' ospite e vissuta a vita libera.

Über den Bau des Medianauges der Ostracoden.

Von

Dr. M. Nowikoff.

Mit Tafel IV und einer Figur im Text.

Im Anschluß an meine Studien über das Medianauge der Phyllopoden[1] war es für mich von Interesse, dasselbe Organ auch bei Ostracoden, wo es besonders schön ausgebildet ist, zu untersuchen. Wie aus der folgenden Beschreibung hervorgehen wird, habe ich in seinem Bau Verhältnisse gefunden, die in mancher Hinsicht von den Angaben früherer Forscher abweichen. Hinsichtlich der älteren Literaturangaben verweise ich auf die Arbeit von CLAUS[2], wo sie ausführlich besprochen sind. Die Schilderung des Medianauges, welche wir bei CLAUS finden, ist so eingehend, daß MÜLLER[3] in seiner Monographie der Ostracoden ihr nur »wenig hinzuzufügen« hatte. Nach CLAUS besteht das Auge aus drei, entweder dicht zusammenstoßenden (*Cypris*) oder weiter auseinander gerückten (*Nomodromas*) Pigmentbechern. Diese Becher sind innen durch »eine metallisch glänzende Schicht von ansehnlicher Dicke«, dem sog. Tapetum, ausgekleidet. »Die helle, lichtbrechende Füllungsmasse jedes Augenbechers wird von einer Lage hoher Sehzellen und der diesen aufliegenden Linse gebildet.« Die Sehzellen, zu denen der Nerv von der äußeren, dem Pigment abgewendeten Seite tritt (das Auge ist also invertiert), enthalten in ihrer äußeren Partie den Kern und in der inneren je »ein langgestreckt kegelförmiges, mit der Basis dem Pigment zugekehrtes Stäbchen«. Obwohl Claus im Jahre 1891 keine zu den Augen tretende Muskeln nachzuweisen vermochte, hebt er in seinen »Beiträgen zur Kenntnis der Süßwasser-Ostracoden« »das Vorhandensein besonderer Augenmuskeln« hervor, »welche vom Integument nach der die Linse umschließenden Hüllmembran verlaufen«[1].

---

[1] M. NOWIKOFF, Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXIX, 1905, und Einige Bemerkungen über das Medianauge und die Frontalorgane von *Artemia salina*. Ebenda Bd. LXXXI. 1906.

[2] C. CLAUS, Das Medianauge der Crustaceen. Arb. d. Zoolog. Inst. Wien. Bd. IX. 1891.

[3] G. W. MÜLLER, Die Ostracoden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 21. Monographie. Berlin 1894.

Meine Untersuchungen wurden an *Cypris virens* Jurine, *C. incongruens* Ramd., *C. crassa* O. F. Müll., *Eurycypris pubera* O. F. Müll. und an einigen andern, von mir nicht näher bestimmten *Cypris*-Arten ausgeführt. Schon an dieser Stelle sei erwähnt, daß die Augen aller dieser Arten, abgesehen von geringen Unterschieden in ihrer Größe und der Zahl der Zellelemente ganz übereinstimmen; die drei Pigmentbecher liegen in sämtlichen Augen ganz dicht nebeneinander.

Das Untersuchungsmaterial wurde teils in der Nähe von Moskau, teils in der Umgebung von Heidelberg gesammelt. Als beste Fixierungsflüssigkeiten haben sich konzentrierte wässerige Sublimatlösung und das Gilsonsche Gemisch (46%ige Salpetersäure 15 ccm, Eisessig 4 ccm, Sublimat 20 g, 60°iger Alkohol 100 ccm, Wasser 880 ccm) erwiesen. Von verschiedenen erprobten Tinktionsmitteln habe ich die besten Resultate mit der Malloryschen Dreifarbenmethode[2], ferner durch Färben der Tiere in toto mit Boraxkarmin mit darauffolgender Behandlung mit 1%iger Osmiumsäure und Holzessig (nach Schuberg, diese Zeitschr. Bd. LXXIV, S. 189) erzielt. 2—3 μ dicke Mikrotomschnitte lassen sich ohne Schwierigkeit nach Paraffineinbettung herstellen, wenn die Schale vor dem Einbetten entfernt wurde.

Die Lage des Auges.

Ich kann nicht der Meinung Müllers zustimmen, daß die Lage des unpaaren Ostracodenauges für ein Sehorgan möglichst ungünstig sei[3]. Das Auge befindet sich nämlich in der vordersten von Gliedmaßen freien Partie des Körpers. Es liegt in einem besonderen Vorsprung der Stirn (Textfig. 1), über der Insertionsstelle der ersten Antennen. Dieser Vorsprung ist durch ein bindegewebiges Septum (*Bgw*) gegen die übrige Leibeshöhle abgeschlossen, was auch Müller beobachtet hat[4]. Der mittlere Augenbecher (*Mb*) ist nach vorn gerichtet, und seine Linse (*L*) liegt dem Körperintegument (*Int*) unmittelbar an (Fig. 3).

---

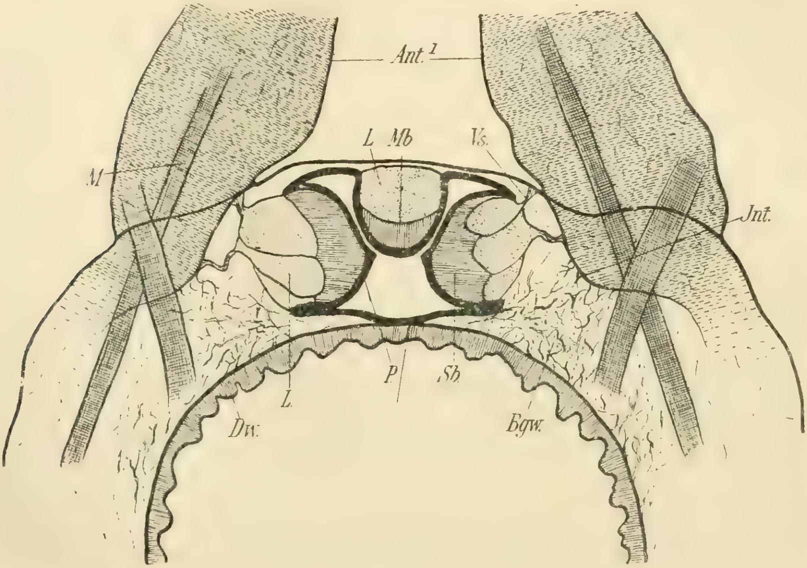
[1] Arb. Zoolog. Inst. Wien. Bd. XI. 1895. S. 23.

[2] Ehrlich-Weigert, Encyklopädie der mikroskop. Technik. Bd. I. S. 43.

[3] G. W. Müller, l. c. S. 161.

[4] Ebenda S. 160.

Die beiden seitlichen Becher (Textfig. 1 *Sb*) sind mit ihren Öffnungen etwas dorsalwärts gewendet, und ihre Linsen liegen (*L*) nur in geringer Tiefe unter der Hypodermis (*Int*), mit welcher sie durch besondere Stränge (*Vs*) verbunden sind. Die hintere Pigmentwand des Organs tritt mit der Darmwand (*Dw*) in Berührung. Die geringe Durchsichtigkeit der Schale mancher Ostracoden kann die Funktion des Auges kaum bedeutend stören, da die Tiere während ihrer schwimmenden wie kriechenden Bewegungen die Schale aufgeklappt tragen. Das Auge, dessen Lage etwas nach vorn von der Vereinigungsstelle der beiden Schalenklappen sich befindet, ist dabei immer imstande, die von vorn und oben einfallenden Lichtstrahlen aufzunehmen.



Textfig. 1.

Eurycypris pubera. Kombinierter Horizontalschnitt durch den vorderen Körperteil des Tieres. Vergr. etwa 225. Die schattierten Partien des Körpers und die Antennen liegen tiefer als das Auge. *Ant*^{I}, erste Antenne; *Bgw*, Bindegewebe; *Dw*, Darmwand; *Int*, Körperintegument; *L*, Linsen des Medianauges; *M*, Muskeln der ersten Antenne; *Mb*, mittlerer Augenbecher; *P*, Pigment; *Sb*, seitlicher Augenbecher; *Vs*, Verbindungsstrang zwischen der Linsenzelle und dem Integument.

Die Pigmentbecher und das Tapetum.

Von den vier Bestandteilen des Auges, Pigmentbecher, Tapetum, Sehzellen und Linse, wollen wir zunächst die innersten, die Pigmentbecher betrachten. Jeder von ihnen soll nach Claus »aus dicht zusammengelagerten, rotbraunen bis gelblichen Pigmentkörnchen«[1] bestehen. Müller ergänzt diese kurze Beschreibung durch die Angabe, daß das Gesamtauge durch drei bindegewebige Septen in drei Räume geteilt wird; diesen Septen »liegt eine Schicht von schwarzen Pigmentkörnchen auf«[2].

Im Gegensatz zu dieser Darstellung habe ich nach Durchsicht mehrerer Schnittserien die Überzeugung gewonnen, daß die Pigmentbecher aus großen Zellen bestehen, deren Zahl im ganzen Auge nur zwei beträgt. Meine Fig. 4 gibt ein Modell wieder, das nach dem Vergleich der in verschiedenen Richtungen geführten Schnitte rekonstruiert wurde. Die Grenze zwischen den beiden Zellen (Fig. 4 *a*—*b*) verläuft in Form einer ventralwärts etwas konkav gebogenen Fläche; sie schneidet die seitlichen Becher (*Sb*) ungefähr in der Mitte, den medianen (*Mb*) dagegen an seinem dorsalen Ende durch. Auf den meisten Schnitten durch das Auge tritt diese Grenze (Fig. 1, 7, 8 *Gr*) ganz deutlich hervor.

Dieser Pigmentapparat stellt also eine Art weiches Skelet dar, an und in welchem die andern Augenelemente ihren Platz finden. Die Protoplasmamenge der Pigmentzellen ist sehr gering; die gewöhnlich kugelrunden Pigmentkörnchen (Fig. 2 *P*) sind nur an den Zellrändern dicht angehäuft, so daß die mittleren Partien der Zellen auf Schnitten fast leer erscheinen. Die angegebene Zahl der Pigmentzellen wird auch dadurch bestätigt, daß in dem ganzen Pigmentapparat immer nur zwei Kerne (Fig. 7 *Pzn*) zu finden sind. Dieselben sind, entsprechend der riesigen Dimension der sie enthaltenden Zellen, viel größer als die Kerne der Seh- und Linsenzellen. Alle Nuclei des Ostracodenauges enthalten einen großen, deutlich sichtbaren, kugeligen oder ovalen Nucleolus.

Die von mir bei der Besprechung der Angaben von Claus und Müller erwähnte Verschiedenheit der Pigmentfarbe habe ich ebenfalls beobachtet. Die Tatsache scheint mir aber oft nur auf wechselnder Dicke der Pigmentlage zu beruhen. Die einzelnen kleineren Körnchen sowohl, als auch eine ganz dünne Schicht solcher Körnchen sehen nämlich auf Schnitten rotbraun aus; wenn man dagegen dickere und dichtere Pigmentlagen betrachtet, so erscheinen sie ganz schwarz, ebenso auch einzelne besonders große Körnchen.

Die Aushöhlung der Pigmentbecher wird, wie bekannt, durch eine Tapetumlage (Fig. 2, 3, 5, 7 *T*) ausgekleidet. Ich kann die Angaben von Claus bestätigen, daß diese Schicht aus Schüppchen besteht, »welche sich schichtweise in Reihen anordnen und im Querschnitt den

---

[1] C. Claus, Das Medianauge der Crustaceen. S. 7.

[2] G. W. Müller, Die Ostracoden des Golfes von Neapel. S. 160.

Anschein von Fasern veranlassen«[1] (Fig. 2 *T*). Die größte Tapetumdicke, welche ich auf meinen Präparaten beobachtete, betrug etwa 1,5—2 μ. Die Dicke variiert aber ganz bedeutend, nicht nur bei verschiedenen Tieren, sondern oft sogar in einem und demselben Augenbecher. Auf die vergängliche Natur des Tapetums hat auch Müller hingewiesen. Die Erscheinung beruht meiner Ansicht nach darauf, daß die Lage mehr oder weniger durch Pigmentkörnchen verdeckt wird.

Ich habe im Tapetum niemals Zellkerne beobachtet und bin geneigt, es als Ausscheidungs- bzw. Umbildungsprodukt der äußeren Partien der Pigmentzellen aufzufassen. Meine Ansicht, daß es von den Pigment- und nicht von den Sehzellen gebildet wird, läßt sich durch einige Schnitte bekräftigen (Fig. 3 *T*), auf welchen man das Tapetum nicht nur zwischen Pigment- (*P*) und Sehzellen (*Mbsz*), sondern auch zwischen den ersteren und den Linsenzellen (*L*) als eine ununterbrochene Lage findet.

Die von mir angestellten Versuche, irgendwelche Abhängigkeit der Tapetumverdeckung durch Pigment von der Intensität der Augenbelichtung nachzuweisen, blieben erfolglos. Bei Tieren, welche vor der Konservierung längere Zeit dem Sonnenlicht ausgesetzt waren, ebenso wie bei denen, die zuvor in vollständiger Dunkelheit aufbewahrt waren, erschien die Tapetumlage in derselben Weise unregelmäßig (an einigen Stellen mehr, an den andern weniger) durch das Pigment verdeckt.

Die Sehzellen und Nerven.

Die Zahl der Sehzellen in jedem seitlichen Augenbecher der von mir untersuchten Ostracoden beträgt etwa 10—15, in dem mittleren Becher nur 7—8. Die sämtlichen Zellen besitzen fast dieselbe Höhe, so daß die äußere Retinafläche ein Konkav bildet (Fig. 1, 7), in welcher die Linse (*L*) liegt.

Die ersten genaueren Angaben über die Sehzellen stammen von Claus[2], welcher auch den Zusammenhang der Zellen mit Nervenfasern erwies. Die Gestalt der Sehzellen, welcher Claus nur wenig Aufmerksamkeit schenkte, unterscheidet sich bedeutend von der der Sehzellen der übrigen Entomostraken. Betrachtet man den mittleren Becher auf Sagittalschnitten (Fig. 1 *Mbsz*) oder die seitlichen Becher auf Querschnitten durch das Tier (Fig. 7, 8 *Sbsz*), so erscheinen die Sehzellen, wie sie auch von Claus abgebildet sind, als längliche cylinderförmige Gebilde, deren der Linse zugewendete Enden allmählich dünner werden, um endlich in Nervenfasern (*Ns*) überzugehen. Auf Horizontalschnitten durch das Tier sieht man aber in jedem Becher nur eine (in den seitlichen Bechern zuweilen zwei) Sehzelle (Fig. 3 *Mbsz*, Fig. 5 *Sbsz*), die hier also die ganze Breite des Bechers ausfüllt. Die hieraus folgende plattenartige Gestalt der Sehzellen ist auf Querschnitten durch diese (Flächenschnitte durch die Augenbecher) ganz deutlich zu sehen (Fig. 6 *Sbsz*, Fig. 8 *Mbsz*). In den seitlichen Bechern (Fig. 6) sind die Zellen schief gegeneinander gestellt, erstrecken sich dabei doch fast alle durch die ganze Breite des länglichen Bechers. Viel regelmäßiger sind die Sehzellen in dem mittleren Becher angeordnet (Fig. 8 *Mbsz*), wo ihre Grenzen einander parallel verlaufen. Die Nervenfaser entspringt, als Fortsatz der Sehzelle, von der mittleren Partie der Platte (Fig. 5 *Ns*) gewöhnlich unmittelbar über dem Zellkern. Die ovalen oder scheibenförmig abgeplatteten Kerne enthalten viele kleine Chromatinkörnchen und einen großen Nucleolus. Das Protoplasma der Zellen erscheint bei den stärksten Vergrößerungen auf besonders gut fixierten und gefärbten Präparaten mehr oder weniger deutlich wabig strukturiert (Fig. 6). Nicht selten ist es von zahlreichen Vacuolen durchsetzt (Fig. 3 *Mbsz*, Fig. 5, 8 *Sbsz*). Nur an der Übergangsstelle in die Nervenfaser ist das Plasma längsgestreift (Fig. 7).

---

[1] C. Claus, Das Medianauge der Crustaceen. S. 11.

[2] C. Claus, Über die Organisation der Cypriden. Sonderabdr. d. akad. Anzeiger Nr. 8 der k. Akad. d. Wiss. in Wien 1890. Derselbe, Das Medianauge der Crustaceen. 1891.

Neben den Kernen und Vacuolen findet man in den Sehzellen noch besondere, mit Plasmafarbstoffen dunkel tingierbare Binnenkörper, die entweder eine klumpige Gestalt haben und allmählich in das Zellplasma übergehen (Fig. 5, 6 *bk*), oder als runde bis ovale, scharf konturierte homogene Körper erscheinen (Fig. 1, 2 *bk*). Sie können sowohl in Ein- als auch in Mehrzahl in jeder Sehzelle vorkommen. Das Vorkommen dieser Binnenkörper im Ostracodenauge habe ich schon früher[1] notiert und sie mit ähnlichen Gebilden andrer Tierformen verglichen. Meine damals ausgesprochene Meinung, daß sie »keine specifischen Bestandteile der Sehzellen sind und bei der Lichtreception keine Rolle spielen«, bestätigt sich auch dadurch, daß diese Körper den Augen einiger Ostracodenarten, z. B. *Cypris crassa* (Fig. 7, 8), vollständig fehlen. Bei *Eurycypris pubera*, die ich an zwei verschiedenen Orten gesammelt habe, beobachte ich folgendes. Die an dem einen Orte gesammelten Tiere besitzen in ihren Sehzellen scharf konturierte (Fig. 1, 2 *bk*), die von dem andern Fundort stammenden dagegen nur undeutlich begrenzte Binnenkörper (Fig. 6 *bk*).

---

[1] M. Nowikoff, Über die Rückensinnesorgane der Placophoren nebst einigen Bemerkungen über die Schale derselben. Diese Zeitschr. Bd. LXXXVIII. S. 160—162.

Schon CLAUS hat in den tieferen Partien der Retina besondere, dunkel färbbare Gebilde beobachtet, die er in seiner ersten Mitteilung[1] als »eine zweite Lage schmaler, gestreckter Kerne« bezeichnet, »welche einer besonderen Form von Zellen angehören dürften«. In seiner Arbeit über das Medianauge der Crustaceen beschreibt er jedoch diese Gebilde als langgestreckt kegelförmige, mit der Basis dem Pigment zugekehrte »Stäbchen«, welche in den Sehzellen »nicht genau central eingelagert, sondern peripherisch der zarten Membran von der Innenseite angelagert zu sein« scheinen (S. 8). MÜLLER versteht unter dem Namen »Sehstäbchen« die ganzen Sehzellen des unpaaren Auges von Cypridiniden; er gibt keine genauere Darstellung des Baues dieser Gebilde[2]. In seiner Beschreibung der Medianaugen von *Branchipus grubei* und einigen Copepoden meint HESSE, daß die von CLAUS als Stäbchen bezeichneten Gebilde Stiftchensäume darstellen, deren einzelne Stiftchen »nichts andres sind als verdickte und vielleicht stofflich etwas veränderte Enden von Neurofibrillen, welche von den Nervenfasern in die Sehzelle einstrahlen«[3]. In meiner Abhandlung über die Augen der Branchiopoden[4] habe ich bei *Limnadia* und *Branchipus* ebenfalls anstatt der CLAUSschen »Stäbchen« dunkel färbbare cuticulaähnliche Grenzsäume gefunden, welche die tiefere Endregion jeder Sehzelle kappenartig umhüllen. Ich vermochte aber in diesen Säumen keine Stiftchen nachzuweisen; es schien mir vielmehr die Annahme wahrscheinlich, daß sie ihrer Dicke nach aus einer Lage von Alveolen bestehen. Es sei hier noch erwähnt, daß eine ähnliche Auffassung auch für die Rhabdome einiger andrer Arthropoden vertreten wird. So zeigte PURCELL, daß das Rhabdom der Phalangidenaugen »eine wabenartige Struktur besitzt«[5]. Das Rhabdom, welches hier an der Grenze von zwei oder drei Sehzellen liegt, ist auch saumartig, doch bedeutend dicker als die Grenzsäume des Medianauges der Entomostraken, indem es aus mehreren Alveolenlagen besteht. Vor kurzem hat auch WIDMANN in den »Stäbchen« der invertierten Spinnenaugen eine alveoläre Struktur beschrieben[1].

---

[1] C. CLAUS, Über die Organisation der Cypriden. S. 3.

[2] G. W. MÜLLER, l. c. S. 160.

[3] R. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropoden-Augen. Diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901. S. 350.

[4] Diese Zeitschr. Bd. LXXIX. 1905.

[5] FR. PURCELL, Über den Bau der Phalangiden-Augen. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894. S. 25.

Beim Studium des Medianauges der Branchiopoden konnte ich nur Quer- und Längsschnitte durch die Grenzsäume der Sehzellen beobachten. Es war wegen der mäandrischen Konturen der distalen Zellregionen nicht möglich, ordentliche Flächenbilder dieser Säume zu bekommen. In dieser Hinsicht sind die Ostracodenaugen viel bequemer zur Untersuchung. Die cuticulaähnlichen Grenzsäume (Fig. 6, 8 *gs*) verlaufen hier ziemlich gerade, so daß man sie bei einer gewissen Schnittrichtung ganz schön von der Fläche in Form von dunkel gefärbten fächerartigen Platten (Fig. 3, 5 *gs*) zu sehen bekommt. Dabei scheinen sie zuweilen auf feineren, intensiv gefärbten Schnitten eine deutliche Wabenstruktur zu haben (Fig. 3). Die Waben, deren Durchmesser im Durchschnitt etwas weniger als 1 μ beträgt, sind unregelmäßig angeordnet; ihre Wände sind ziemlich dick.

Auf meinen Schnitten durch das Auge von *Eurycypris pubera* erscheinen die Grenzsäume oft doppelt (Fig. 1, 2 *gs*), wobei jede Hälfte einer der sich berührenden Sehzellen angehört. Die hellen Spalten zwischen diesen Hälften sind aber wohl auf die Wirkung der Fixierungsflüssigkeit zurückzuführen. Auf andern Präparaten erscheint die Grenze zwischen den beiden Säumen nur in Form einer dunklen Linie (Fig. 6 *gs*). Bei *Cypris crassa* habe ich überhaupt keine solche Grenze wahrnehmen können (Fig. 7, 8 *gs*). Auf Längsschnitten erscheinen die Grenzsäume wie kegelförmige Stäbchen, welche bei einigen Ostracoden niedriger sind als die Hälfte der Zellenhöhe (Fig. 7 *gs*), bei andern dagegen bis zu der Kernregion sich erstrecken (Fig. 1 *gs*), manchmal sogar fast ebenso hoch wie die Zellen selbst sind (Fig. 2 *gs*).

Im Vergleich mit dem übrigen Zellplasma erscheint die den Grenzsäumen beiderseits anliegende Plasmaschicht gewöhnlich etwas heller. Mit stärkeren Vergrößerungen bemerkt man hier eine Reihe von parallelen Linien, die zu dem dunklen Saume senkrecht orientiert sind (Fig. 2, 6 *alv*). Dieses Bild entspricht ganz genau, wie ich schon in meiner Branchiopoden-Arbeit auseinandergesetzt habe (S. 456—7), dem von Bütschli[2] entdeckten Alveolarsaume, welcher aus einer einreihigen Lage hellerer Waben besteht und für die Oberfläche des Protoplasmas sowie dessen Begrenzung an feste Körper eine typische Erscheinung bildet. Auf Fig. 6 sind diese Alveolarsäume (*alv*) sowie die Wabenstruktur des übrigen Plasmas besonders deutlich zu sehen.

---

[1] E. Widmann, Der feinere Bau der Augen einiger Spinnen. Zoolog. Anz. Bd. XXXI. 1907. S. 758.

[2] O. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892. S. 152.

Es ist bemerkenswert, daß die dunklen Grenzsäume in den Ostracodenaugen nur auf den Grenzen zweier sich berührender Sehzellen gebildet werden; an den Berührungsstellen der letzteren mit andern Augenbestandteilen (Tapetum, Pigmentzellen usw.) findet man keine Spur von ihnen (Fig. 6).

Zu jedem Augenbecher tritt ein besonderer, sehr langer Nervenstrang (Fig. 1, 7, 8 *Ns*), der, entsprechend der Zahl der Sehzellen, aus 7—15 dunkel konturierten (Fig. 9 *Nf*), auf Querschnitten rund oder oval aussehenden (Fig. 10, 11 *Nf*) Fasern besteht. In den Nervenfasern konnte ich ihrem ganzen Verlaufe nach keine Zellkerne nachweisen. Der Nervenstrang ist gewöhnlich von einer plasmatischen Scheide (Neurilemm) umhüllt, welche in der Nähe der Augenbecher eine bedeutende Dicke erreicht (Fig. 7, 10 *Nsch*), gegen das Gehirn zu immer dünner wird, so daß sie in der Nähe des letzteren kaum nachweisbar ist (Fig. 11 *Nsch*). An der Austrittsstelle des Nervenstranges aus dem Augenbecher erscheint die Nervenscheide stark angeschwollen und enthält hier einen Zellkern, der etwas kleiner ist als die Kerne der Seh- und Linsenzellen (Fig. 7 *Nschn*). In einigen Nervensträngen finde ich, abgesehen von diesem, keine weiteren Zellkerne; die Scheide der andern zeigt im Verlaufe des Stranges noch einige wenige kernhaltige Anschwellungen.

Im Innern der Nervenfasern beobachtet man auf Querschnitten ein feines Pünktchen (Fig. 10 *Nfbr*), das auf besonders different gefärbten Längsschnitten in Form einer wellig verlaufenden Fibrille (Fig. 9 *Nfbr*) hervortritt. Auf Querschnitten, welche nach MALLORYS Methode behandelt werden, sind die Konturen der Nervenfasern dunkelblau, ihr Inneres dagegen ganz hell; die Fibrille scheint mir dabei oft gelb gefärbt zu sein. Sie ist allerdings so zart, daß eine genauere Ermittlung ihrer Farbe große Schwierigkeiten bietet. An der Übergangsstelle der Nervenfaser in die Sehzelle wird die Neurofibrille undeutlicher und verschwindet endlich in dem Zellplasma (Fig. 2 *Nfbr*).

Auf einigen Querschnitten bemerke ich im Innern der Nervenfaser einige schwach gefärbte Linien, welche um die Fibrille radienartig angeordnet sind (Fig. 10). Das ist vielleicht eine Andeutung der wabigen Struktur, die im Nervus opticus von *Branchipus* ganz klar hervortritt, wie ich früher gezeigt habe[1].

---

[1] Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXIX. Fig. 3, 3a.

Die Linse.

Das Medianauge ist nur bei wenigen Entomostraken mit einer Linse versehen. So fand ich eine deutlich ausgesprochene Linsenbildung an den seitlichen Augenbechern einiger Artemien[1]. Vor den entsprechenden Bechern des *Branchipus*-Auges liegen besondere Riesenzellen, die sehr wahrscheinlich als eine Linse funktionieren. Bei den übrigen Phyllopoden, wie auch bei den Copepoden scheint eine Linse zu fehlen. Bei den Ostracoden ist sie ebenfalls nicht überall vorhanden. Während die Medianaugen der Cypriden mit einer mächtig entwickelten Linse versehen sind, fehlt dagegen den Augen andrer Ostracoden, so den Cypridiniden, nach den übereinstimmenden Angaben von CLAUS und MÜLLER die Linse völlig.

Die Linse der Cypridenaugen wurde von CLAUS[2] nur mit wenigen Worten geschildert. »Der äußere«, sagt er, »aus dem Pigmentbecher vorragende Teil des lichtbrechenden Körpers[3] ist eine scharf begrenzte, vorn kugelig vorgewölbte, nach der Retina zu etwas abgeflachte Linse von ziemlich flüssiger Substanz und verhältnismäßig schwacher Lichtbrechung.« Dieser kurzen Beschreibung fügt MÜLLER[4] die Angabe zu, daß die Linse »von einer großen Zelle mit blassem Kern gebildet (secerniert) zu werden scheint, welche ihrer Außenfläche aufliegt«.

Auf meinen Präparaten sehe ich unzweideutig, daß die Linse aus drei großen Zellen besteht (Fig. 1, 5 *L*). Einige Schnittserien zeigten übrigens nur zwei solcher Zellen; doch bin ich nicht sicher, ob hier nicht einer der Zellkerne bei der Präparation künstlich entfernt worden ist. Die Zellen liegen in der Vertiefung der Retina ganz dicht nebeneinander und ragen halbkugelförmig aus dem Pigmentbecher hervor. Die Oberfläche dieser Vorwölbung erscheint auf einigen Präparaten ganz glatt und richtig halbkugelförmig; auf den meisten Schnitten ist sie jedoch infolge von Schrumpfung gefaltet. Die Linsenzellen der seitlichen Becher sind, ebenso wie die Sehzellen, in einer Reihe angeordnet; die Reihe der Linsenzellen zieht etwa senkrecht zu der der Sehzellen, wie ein Vergleich der Fig. 5 und 7 ergibt. In dem mittleren Becher liegen die Linsenzellen mehr unregelmäßig; doch läßt sich feststellen, daß ihre Reihe der der Sehzellen annähernd parallel verläuft (Fig. 1, 3).

---

[1] Einige Bemerkungen über das Medianauge und die Frontalorgane von *Artemia salina*. Diese Zeitschr. Bd. LXXXI. S. 694.

[2] Das Medianauge der Crustaceen. S. 9.

[3] Unter dem lichtbrechenden Körper versteht CLAUS den ganzen Inhalt des Pigmentbechers, also die Sehzellen und die Linse zusammen.

[4] Die Ostracoden des Golfes von Neapel. S. 166.

Da das Protoplasma der Linsenzellen von vielen großen Vacuolen durchsetzt ist, haben sie eine gewisse Ähnlichkeit mit Pflanzenzellen (Fig. 3, 5 *L*). Das Protoplasma liegt gewöhnlich als eine dünne Lage der Zelloberfläche an und bildet außerdem eine Ansammlung um den Kern; der übrige Zellraum ist nur von verschieden dicken Plasmasträngen durchsetzt. Die Kerne sind ähnlich denen der Sehzellen, sie liegen in der äußersten Zellregion. Dieser Umstand hat vielleicht Müller veranlaßt, die Linse für ein Secret zu erklären. Übrigens finde ich auch zuweilen abgeplattete Bindegewebszellen, die der Linsenoberfläche dicht aufliegen (Fig. 5 *Bgwz*). Dies ist aber eine zufällige Erscheinung, und mit dem Aufbau der Linse hat sie jedenfalls nichts zu tun.

Einige Linsenzellen sind durch besondere Stränge mit dem Körperintegument verbunden (Textfig. 1, Fig. 5, 7 *Vs*). Je zwei derartige Stränge konnte ich an jeder Seite des Auges mit Sicherheit nachweisen (Textfig. 1). Vávra[1] und Claus[2] haben diese Gebilde als Augenmuskeln gedeutet. Demgegenüber möchte ich bemerken, daß sie in ihrem Verlauf immer wellig oder gebogen erscheinen, und daß sie nur schwach längsgestreift sind, welche Eigenschaften sie von den stets gerade ziehenden, dunkel gefärbten und quergestreiften Muskeln (Textfig. 1 *M*) scharf unterscheiden. Der allmähliche Übergang der Substanz der Linsenzellen in die der Verbindungsstränge (Fig. 5 *Vs*) legt mir den Gedanken nahe, daß letztere nur Ausläufer der Linsenzellen sind.

Über die Herkunft der Linsenzellen ist schwer etwas Bestimmtes zu sagen. Nach der Analogie mit den Linsenzellen von *Artemia salina* möchte ich sie als umgewandelte, sekundär vom Integument abgerückte Hypodermiszellen betrachten. Das Vorhandensein der Ausläufer widerspricht dieser Annahme nicht, da es bekannt ist, daß die Hypodermiszellen der Crustaceen sehr oft mit Fortsätzen versehen sind, welche in dünnen abgeplatteten Organen (z. B. in den Beinen und Schalen der Phyllopoden, den Kiemen usw.), von zwei sich gegenüberliegenden Hypodermislagen ausgehend, in der Mittelebene der Organe aufeinander stoßen, und so Verbindungsstränge zwischen den beiden Hypodermislagen bilden.

Heidelberg, im Januar 1908.

---

[1] W. Vávra, Monographie der Ostracoden Böhmens. Arch. d. naturwiss. Landesdurchforschung von Böhmen. Bd. VIII. Prag 1891. S. 19.

[2] Beiträge zur Kenntnis der Süßwasser-Ostracoden. Arb. Zoolog. Inst. Wien. Bd. XI. 1895. S. 23.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

alv, Alveolarsaum;
Bgw, Bindegewebe;
Bgwz, Bindegewebszelle;
bk, Binnenkörper der Sehzellen;
Gr, Grenze zwischen zwei Pigmentzellen;
gs, Grenzsaum der Sehzellen;
Int, Körperintegument;
L, Linse;
Mb, mittlerer Augenbecher;
Mbsz, Sehzellen des mittleren Augenbechers;
n, Zellkern;
Nf, Nervenfaser;
Nfbr, Neurofibrille;
Ns, Nervenstrang;
Nsch, Nervenscheide (Neurilemm);
Nschn, Kern der Nervenscheide;
P, Pigment;
Pzn, Pigmentzellkern;
Sb, seitlicher Augenbecher;
Sbsz, Sehzellen des seitlichen Augenbechers;
T, Tapetum;
Vs, Verbindungsstrang zwischen der Linsenzelle und dem Integument.

Tafel IV.

Alle Figuren, mit Ausnahme von Fig. 4, sind mit Hilfe eines Abbéschen Zeichenapparates (Mikroskop von Zeiss) entworfen. Die Fig. 1, 3, 5, 7, 8 mit 2 mm Apochr., Komp.-Oc. 4 (Vergr. etwa 750), die Fig. 2, 6, 9, 10, 11 mit Apochr. 2 mm, Komp.-Oc. 8 (Vergr. etwa 1300).

Fig. 1. *Eurycypris pubera.* Etwas schräger Sagittalschnitt. Sublimat, Boraxkarmin, Osmiumsäure, Holzessig. Der mittlere und einer von den seitlichen Augenbechern.

Fig. 2. Eine Sehzelle aus dem mittleren Becher der vorigen Figur stärker vergrößert.

Fig. 3. *Eurycypris pubera.* Horizontalschnitt. Sublimat, Boraxkarmin, Osmiumsäure, Holzessig. Der mittlere Augenbecher.

Fig. 4. Modell des Pigmentapparates im Medianauge von *Cypris*; *a—b*, Grenze zwischen den beiden Pigmentzellen.

Fig. 5. *Eurycypris pubera.* Horizontalschnitt. Sublimat, Boraxkarmin, Osmiumsäure, Holzessig. Der seitliche Augenbecher.

Fig. 6. *Eurycypris pubera.* Sagittalschnitt, Sublimat, Boraxkarmin, Bleu de Lyon. Der seitliche Augenbecher.

Fig. 7. *Cypris crassa.* Querschnitt. Sublimat, Färbung nach Mallory. Zwei seitliche Augenbecher.

Fig. 8. Ein weiterer Schnitt aus derselben Serie wie Fig. 7. Drei Augenbecher.

Fig. 9. *Eurycypris pubera.* Querschnitt. Sublimat, Boraxkarmin, Osmiumsäure, Holzessig. Längsschnitt durch den Nervenstrang des mittleren Augenbechers.

Fig. 10. *Cypris crassa.* Horizontalschnitt. Sublimat, Färbung nach Mallory. Querschnitt durch den Nervenstrang des seitlichen Augenbechers; aus der vom Augenbecher nicht weit entfernten Region des Stranges.

Fig. 11. Dasselbe wie Fig. 10. Aus einer dem Gehirn naheliegenden Region des Augennervenstranges.

Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten.

II. Über die Kopfdrüsen der Thysanuren.

Von

Jur. Philiptschenko
(St. Petersburg).

Mit Tafel V, VI und 2 Figuren im Text.

Als ich vor 3 Jahren einen kleinen Aufsatz »Zur Anatomie der *Campodea staphylinus*« (23) veröffentlichte, welcher hauptsächlich der Beschreibung der Kopfdrüsen dieses Insektes gewidmet war, erwähnte ich unter anderm auch dieser Gebilde bei den übrigen Thysanuren, allein nur ganz flüchtig, da mir um jene Zeit das hierzu erforderliche Material fast gänzlich fehlte.

Fast gleichzeitig mit meinem Aufsatz erschien eine kleine Arbeit von Bruntz (6) über die excretorischen Funktionen der Kopfdrüsen von *Machilis*, worin eine ausführliche Beschreibung der tubulösen Drüsen dieser Form enthalten ist.

Diese beiden Arbeiten sind alles, was wir in der Literatur über die gegebene Frage finden können, abgesehen von einigen Angaben, welche in verschiedenen Arbeiten monographischen Inhalts zerstreut sind [Grassi (11), Nassonow (20), Oudemans (21), Fernald (7)].

Indem ich gegenwärtig über ein gut konserviertes Material von *Machilis maritima* Leach und *Ctenolepisma lineata* F. verfüge, habe ich die Untersuchung der Kopfdrüsen dieser Formen wieder aufgenommen und darauf deren Bau auch bei *Campodea* von neuem geprüft, da das Studium größerer Thysanuren Zweifel an der Richtigkeit meiner früheren Beschreibung in mir erweckt hatte.

Leider stand mir gar kein neues Material von *Japyx solifugus* Hal. zu Gebote, so daß ich mich, wie schon früher, mit Schnitten durch einige Spiritusexemplare dieser Form begnügen mußte. Letztere erhielt ich durch Herrn N. J. Kusnezow, wofür ich ihm auch hier meinen Dank aussprechen möchte.

Das Material an *Machilis* und *Ctenolepisma* wurde mit heißem Sublimat und Essigsäure, das Material an *Campodea* dagegen mit heißer Jodjodkaliumlösung fixiert. Die Untersuchung wurde fast ausschließlich mit Hilfe der Schnittmethode ausgeführt.

Machilis maritima Leach.

Die früheren Erforscher der Anatomie dieser Form [Grassi (10), Oudemans (21), Becker (1)] hatten in deren Kopfe nur ein Paar von Drüsen gefunden, welche sie ganz unzutreffend als Speicheldrüsen bezeichnet hatten, und zwar unzutreffend aus dem Grunde, weil diese Drüsen nicht in den Mund ausmünden, sondern an der unteren Oberfläche des Kopfes, an der Basis der Unterlippe. Den genannten Autoren war ferner der dünnwandige Endabschnitt der Drüse gänzlich entgangen, welcher von Bruntz, in dessen Arbeit über die Excretionsorgane der Arthropoden (5) erstmals beschrieben worden ist. In einer zweiten Arbeit dieses Autors (6) finden wir eine so eingehende Beschreibung dieser Drüse, daß kaum noch etwas hinzuzufügen übrig bleibt.

Wie wir aus der Textfig. I ersehen können, welche der zweiten Arbeit von Bruntz entnommen ist, besteht eine jede tubulöse Drüse von *Machilis* aus einem dünnwandigen Endbläschen — dem »saccule« — und einem längeren, in seinem oberen Verlaufe stark gewundenen Abschnitte — dem »labyrinthe«; letzteres geht in den Ausführgang über, welcher sich mit dem Ausführgang der tubulösen Drüse der gegenüberliegenden Seite zu einem gemeinsamen Gange vereinigt. Dasselbe kann man auch aus den Fig. 1 u. 2 S, L, C_1 und C_2 ersehen.

Nach den Beobachtungen desselben Autors funktionieren diese Drüsen als Excretionsorgane, und zwar in der Weise, daß der »saccule« den dem Tiere injizierten ammoniakalischen Karmin ausscheidet, das »labyrinthe« dagegen den Indigokarmin.

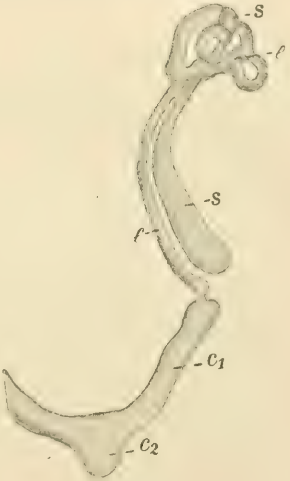
Was meine Untersuchungen anbetrifft, so konnte ich mich von der Richtigkeit dieser Beobachtungen insofern überzeugen, als sie die Ausscheidung des ammoniakalischen Karmins betreffen: die Körner dieser letzteren Substanz sammeln sich in der Tat einige Zeit nach erfolgter Injektion in dem Epithel des Endbläschens oder des »saccule«, nach der Terminologie von Bruntz, an. Was die Ausscheidung von Indigokarmin innerhalb des gewundenen Kanälchens betrifft, so habe ich eine solche nicht beobachten können, da es überhaupt schwierig ist, den Augenblick abzupassen, wann die betreffende Substanz ausgeschieden wird.

Allein ich habe nicht den geringsten Grund an der Richtigkeit auch dieser Beobachtung zu zweifeln, indem ich einmal selbst eine ähnliche Ausscheidung von Indigokarmin in der tubulösen Drüse einer Collembole, und zwar von *Isotoma* (*Folsomia*) *fimetaria* L. beobachtet habe, welche Erde mit darein gemischtem verriebenen Indigokarmin gefressen hatte.

Außer den tubulösen Drüsen besitzt *Machilis* noch zwei Paare von Kopfdrüsen, welche jedoch bis jetzt von keinem der früheren Autoren beschrieben worden waren.

Auf der gleichen Zeichnung der Arbeit von Bruntz, welcher unsre Textfig. I entnommen ist, sind unter anderm auch diese Drüsen abgebildet, allein der Autor bezeichnet dieselben als Fettkörper.

Diese beiden Drüsenpaare verlaufen zum Teil im Kopfe, zum Teil im Prothorax, und liegen einander stellenweise so dicht an, daß es den Anschein hat, als hätten wir es hier mit nur einem Paar oder gar nur mit einer einzigen unpaaren Drüse zu tun. Erst nach einer genaueren Untersuchung von Schnitten können wir uns davon überzeugen, daß hier zwei Paare selbständiger Drüsen vorliegen, wobei eine jede Drüse sowohl des einen wie des andern Paares ihren Ausführgang besitzt, welcher sich nicht mit dem Ausführgang der andern Seite vereinigt. Da die Ausführgänge dieser Drüsen in die Mundhöhle ausmünden, so wird man diese letzteren als Speicheldrüsen bezeichnen können, und dies um so mehr, als sie ihrem Bau nach den Speicheldrüsen der andern Insekten sehr ähnlich sehen.



Textfig. I.

Die tubulöse Drüse von *Machilis maritima* nach Bruntz. *s*, Endbläschen; *l*, gewundener Kanal; c_1, Ausführungsgang der linken Drüse; c_2, gemeinsamer Ausführungsgang beider Drüsen.

Das eine Paar, welches an der vorderen Wand[1] des Mundes ausmündet, kann man als die vorderen Speicheldrüsen, das andre, an dessen hinterer Wand ausmündende Paar, als die hinteren Speicheldrüsen bezeichnen.

---

[1] Es darf hierbei nicht vergessen werden, daß *Machilis* eine hypognathe Form darstellt, weshalb die obere Fläche ihres Kopfes nach vorn, die untere nach hinten zu liegen kommt.

Wir wollen nunmehr zu der Topographie dieser Drüsen übergehen. Die hinteren Speicheldrüsen (Fig. 1, 2, 3 *hsp*) liegen im hinteren Teil des Kopfes und in der Brust, wo sie im Anfang des Mesothorax ihr Ende erreichen. In der Brust sind sie zwischen dem Darm und der Nervenkette angeordnet, wobei sie dicht aneinander liegen und bisweilen den Eindruck einer einzigen Drüse hervorrufen (Fig. 1); nach ihrem Eintritt in den Kopf steigen diese Drüsen etwas nach oben an und verlaufen hier längs den Seiten der Speiseröhre, indem sie vor der Schlundcommissur ihr Ende erreichen (Fig. 2 u. 3). Hier zweigt sich von jeder von ihnen ein Kanal ab (Fig. 2 *ag*), welcher abwärts gerichtet ist und an der hinteren Wand des Mundes, am Hypopharynx, ausmündet.

Die vorderen Speicheldrüsen (Fig. 2, 3 *vsp*) liegen ebenfalls im Kopf und in der Brust, verlaufen aber in ersterem viel weiter nach vorn als die hinteren Speicheldrüsen, während sie in der Brust in der Mitte des Prothorax enden (Fig. 3), d. h. früher als dies bei den hinteren Speicheldrüsen der Fall ist. Diese vorderen Drüsen ziehen sich die ganze Zeit über etwas oberhalb des Darmes hin und liegen stellenweise den hinteren Speicheldrüsen ziemlich dicht an (Fig. 2). Nach vorn zu enden die vorderen Speicheldrüsen im vorderen Teil des Kopfes etwas seitwärts und unterhalb vom oberen Schlundganglion; der Ausführgang einer jeden Drüse richtet sich von hier abwärts und mündet in die Mundhöhle in der Nähe der Befestigungsstelle der Mandibeln.

Was den histologischen Bau der Speicheldrüsen von *Machilis* betrifft, so habe ich mich für denselben nicht besonders interessiert und werde denselben daher hier nur in den allgemeinsten Zügen besprechen.

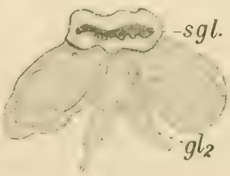
Sowohl die vorderen als auch die hinteren Speicheldrüsen sind nach dem Typus der acinösen Drüsen gebaut, d. h. sie bestehen aus einzelnen Lappen, von denen ein jeder seinen besonderen Ausführgang besitzt; alle diese einzelnen Ausführgänge vereinigen sich zu einem gemeinsamen Drüsengang (Fig. 4 u. 5). Der acinöse Bau dieser Drüsen tritt auf Schnitten viel weniger deutlich hervor, als dies z. B. bei der Küchenschabe der Fall ist, wo die Endläppchen der Drüse einigermaßen voneinander abstehen; in den Speicheldrüsen von *Machilis* liegen diese Gebilde einander im Gegenteil sehr dicht an, indem sie fast miteinander verschmelzen, so daß ähnliche Bilder entstehen, wie sie Herbst (13) in seiner Arbeit für die Kopfdrüsen von *Lithobius* und *Scolopendra* beschreibt und abbildet. In dieser Hinsicht weisen die Speicheldrüsen von *Machilis* und, wie wir später sehen werden, auch diejenigen von

Ctenolepisma mehr Ähnlichkeit mit den entsprechenden Bildungen der Myriapoden, als mit denjenigen der Orthopteren auf.

Zwischen dem histologischen Bau der hinteren und demjenigen der vorderen Drüse lassen sich einige Unterschiede hervorheben: die Zellen der hinteren Drüse sind alle von gleicher Bildung und besitzen ein Protoplasma von zart-wabigem Bau, welches von den verschiedenen Färbemitteln fast gar nicht gefärbt wird (Fig. 5). In den einzelnen Lappen der vorderen Drüsen dagegen nehmen Zellen von diesem Typus nur den centralen Teil der Drüse ein, während der ganze periphere Teil aus kleineren Zellen besteht, welche von Hämatoxylin, Safranin, Thionin und andern Kernfarben intensiv gefärbt werden, weshalb sie auf Schnitten stets dunkler erscheinen (Fig. 4). Einen derartigen Bau der vorderen Drüsen habe ich an allen gut konservierten Exemplaren konstatieren können; augenscheinlich wird das vordere Paar von Speicheldrüsen, wie dies auch bei der Küchenschabe der Fall ist [LEBEDEFF (18)], aus zwei Arten von Drüsenzellen zusammengesetzt, während die hinteren Drüsen aus ganz gleichartigen Zellen bestehen.

Ctenolepisma lineata F.

In der Arbeit von NASSONOW über die niederen Insekten (20) finden wir erstmals Hinweise darauf, daß die von ihm untersuchte *Lepisma saccharina* eine Speicheldrüse besitzt. Diese Drüse besteht nach der Beschreibung des genannten Autors aus vier Lappen und liegt im unteren Teil des Kopfes unterhalb des unteren Schlundganglions. Ihre Wandungen sind von einer Schicht großer Epithelzellen gebildet, während der weite Ausführkanal zwischen dem Hypopharynx und der Unterlippe in die Mundhöhle ausmündet. Diese Beschreibung ist von Abbildungen begleitet, von denen die eine, vom Autor augenscheinlich nach einem Totalpräparat gezeichnet, in unsrer Textfig. II wiedergegeben ist: auf derselben sind alle Bestandteile jener Drüse zu sehen, welche von NASSONOW erwähnt werden.



Textfig. II.

Die Speicheldrüse von *Lepisma* nach NASSONOW. gl_1, äußere Lappen; gl_2, innere Lappen; *sgl*, Ausführungsöffnung.

Diese Zeichnung ist hier nur zur besseren Orientierung in der Beschreibung von NASSONOW wiedergegeben, während diese Beschreibung selbst, wie wir später sehen werden, durchaus nicht der Wirklichkeit entspricht.

In seiner »Anatomia comparata dei Tisanuri« (11) wiederholt

Grassi, dem die Ergebnisse der Untersuchungen von Nassonow über die Speicheldrüse von *Lepisma* bereits bekannt waren, dessen Beschreibung.

Fernald (7), welchem die Arbeit Nassonows augenscheinlich unbekannt geblieben ist, bemerkt bezüglich der Speicheldrüse von *Lepisma* nur, daß wir es hier mit einer einfachen tubulösen Drüse zu tun haben, welche in den Mund ausmündet.

In meiner bereits angeführten Arbeit (23) habe ich darauf hingewiesen, daß die Lepismatiden außer der diesen Autoren bekannt gewordenen Drüse auch noch andre Kopfdrüsen besitzen. Das eine Paar dieser Drüsen habe ich als Cephalothoracaldrüsen bezeichnet, das andre hingegen mit jenen Bildungen drüsigen Charakters verglichen, welche Herbst (13) bei den Chilopoden unter der Bezeichnung »Gewebe unbekannter Funktion« beschrieben hat.

Eine genauere Untersuchung dieser Gebilde war mir damals nicht möglich, da mir nur zwei Exemplare von *Lepisma aurea* Duf. zur Verfügung standen.

Die nachstehende Beschreibung bezieht sich ausschließlich auf *Ctenolepisma lineata* F.

Wie wir gesehen haben, besitzt *Machilis* zwei Paare Speicheldrüsen und ein Paar tubulöser Drüsen; genau die gleichen Drüsen finden wir auch bei *Ctenolepisma*. Die vorderen Speicheldrüsen (Fig. 6, 7, 8 *vsp*) ziehen sich in Gestalt zweier langer und dünner Stränge, von der Übergangsstelle vom Prothorax in den Mesothorax angefangen, bis zum vordersten Kopfende hin. Gleich den vorderen Drüsen von *Machilis* liegen sie etwas oberhalb des Darmes und liegen den hinteren, tiefer angeordneten Speicheldrüsen stellenweise — namentlich im Bereich der Brust — sehr dicht an. Am oberen Schlundganglion angelangt, biegt jede Drüse aus dem mittleren nach dem lateralen Abschnitt des Kopfes zur Seite, wo sie bald ihr Ende erreicht. An dieser Stelle geht von der Drüse ein Ausführgang ab, welcher wie bei der entsprechenden Drüse von *Machilis* an der durch die Articulation der Mandibel gebildeten Ecke in den Mund ausmündet (Fig. 7 *ag*).

Die hinteren Speicheldrüsen von *Lepisma* (Fig. 6 u. 8 *hsp*) unterscheiden sich von den hinteren Drüsen bei *Machilis* dadurch, daß ihr drüsiger Abschnitt nur in der Brust liegt, ohne überhaupt in den Kopf hineinzuragen. Im Prothorax liegen sie seitlich vom Kropf gleich unterhalb von den vorderen Speicheldrüsen, im Mesothorax dagegen, wo letztere nicht mehr vorhanden sind, steigen sie nach oben an und nehmen deren Platz über dem Darme ein. Auf der Fig. 13 der

Nassonowschen Arbeit, welche einen Querschnitt durch den Mesothorax darstellt, sieht man über dem Kropf eben diese Drüsen abgebildet, doch werden sie von dem Autor irrtümlicherweise als Fettkörper bezeichnet. Ihr Ende erreichen die hinteren Speicheldrüsen im Mesothorax, und zwar meist in dessen mittlerem Teile.

Die Ausführgänge dieser Drüsen wurden von Nassonow als die inneren Lappen der von ihm gefundenen Speicheldrüse beschrieben (Textfig. II gl_2); auf Sagittalschnitten (die Fig. 6 ist nach einem solchen angefertigt) kann man deutlich sehen, wie die vorderen Teile der hinteren Speicheldrüse sich mit einem breiten Kanal vereinigen, dessen Wandungen von großen Epithelzellen gebildet werden (*hsp* und *ag*).

Die Gänge beider Seiten verschmelzen zu einem kurzen, gemeinsamen Ausführgang, welcher unterhalb des Hypopharynx in den Mund ausmündet.

Alle diese Verhältnisse sind von Nassonow richtig beschrieben und abgebildet worden, doch ist ihm der drüsige Teil der hinteren Speicheldrüse unbekannt geblieben, und anderseits hat er nicht bemerkt, daß auch die äußeren Lappen seiner »Speicheldrüse« ebenfalls nur kurze Kanäle darstellen, welche jedoch zu einem dritten, bisher von allen früheren Autoren übersehenen Drüsenpaare gehört. Dieses Paar ist den tubulösen Drüsen von *Machilis* durchaus homolog, und die zu seinem Bestande gehörenden Drüsen besitzen ebenfalls einen tubulösen Charakter und bestehen aus den gleichen Abschnitten. Sie unterscheiden sich von den entsprechenden Drüsen von *Machilis* nur durch beträchtlich geringere Größe und liegen in der unteren Hälfte des hinteren Teiles des Kopfes zu beiden Seiten des unteren Schlundganglions (Fig. 9).

Den Anfang einer jeden Drüse bildet ein dünnwandiger, aus nur einer Schicht zarter Epithelzellen bestehender Abschnitt: dieser Teil kann als Endbläschen oder, nach der Terminologie von Bruntz, als »saccule« bezeichnet werden (S). Das Endbläschen nimmt die am meisten laterale Lage ein; medianwärts von ihm liegt ein längerer, ebenfalls aus einer Schicht von Epithelzellen gebildeter Abschnitt (L): dieser Abschnitt entspricht zweifellos dem gewundenen Kanal oder »labyrinthe« von *Machilis.* Im Gegensatz zu diesem letzteren verläuft er in gerader Richtung ohne Windungen; auch ist seine Länge beträchtlich geringer als diejenige des Labyrinthes der tubulösen Drüse von *Machilis.* Endlich gehen diese Abschnitte in gerade ausführende Kanäle (C_1) über, welche in den gemeinsamen Ausführgang der hinteren Speicheldrüsen ausmünden. Diese Ausführgänge nun hat Nassonow in seiner Arbeit als die äußeren Lappen seiner »Speicheldrüse« bezeichnet und abgebildet (Textfig. II gl_1).

Ohne allen Zweifel hat man die Einmündung der Ausführgänge der tubulösen Drüsen in den gemeinsamen Gang der Speicheldrüsen bei den Lepismatiden als eine sekundäre Erscheinung aufzufassen; anfänglich mündeten dieselben wahrscheinlich an der unteren Seite des Kopfes im Bereiche des Labialsegments nach außen, wie dies gegenwärtig bei *Machilis* der Fall ist.

Es wäre von großem Interesse, festzustellen, ob das Endbläschen der tubulösen Drüse auch bei *Ctenolepisma* ammoniakalischen Karmin ausscheidet, das Labyrinth dagegen Indigokarmin; leider war es mir nicht möglich, dieses auszuführen. Ich habe im Kopfe von *Ctenolepisma* keine Ausscheidung von Indigokarmin beobachtet, doch läßt sich dieser Umstand vielleicht dadurch erklären, daß der entsprechende Moment verpaßt wurde. Was den ammoniakalischen Karmin betrifft, so wollte es der Zufall, daß gerade auf denjenigen Serien, wo eine intensive Ausscheidung dieser Substanz in den Pericardialzellen beobachtet werden konnte, die Endbläschen der tubulösen Drüse, deren Durchmesser etwa 30—40 μ beträgt, nicht erhalten geblieben waren. Mit einem Worte, diese Frage habe ich nicht aufklären können, halte aber a priori eine bejahende wie eine verneinende Lösung derselben für in gleichem Maße möglich.

Zugunsten einer excretorischen Funktion der tubulösen Drüsen von *Ctenolepisma* spricht ihre außerordentliche Ähnlichkeit mit den entsprechenden Drüsen von *Machilis*, gegen eine solche hingegen der Umstand, daß das Secret dieser Drüsen nicht nach außen, sondern in den Mund gerät. Vielleicht haben diese Drüsen bei den Lepismatiden vor ihrem völligen Verschwinden (bei den Orthopteren fehlen dieselben bekanntlich bereits gänzlich) aufgehört als Excretionsorgane zu funktionieren, wodurch eine sekundäre Verschmelzung ihrer Gänge mit den Gängen der hinteren Speicheldrüsen möglich geworden ist. Letztere Auffassung erscheint mir persönlich mehr wahrscheinlich, allein eine endgültige Lösung der Frage wird natürlich nur auf experimentellem Wege zu erlangen sein.

Es sind demnach bei *Ctenolepisma lineata* die gleichen drei Paare von Drüsen vorhanden, wie bei *Machilis maritima*: zwei Paare Speicheldrüsen und ein Paar tubulöser Drüsen.

Der histologische Bau der tubulösen Drüsen ist aus der Fig. 9 ganz deutlich zu ersehen; was dagegen die Histologie der Speicheldrüsen betrifft, so zeigen letztere in dieser Beziehung eine große Ähnlichkeit mit den entsprechenden Drüsen von *Machilis*. Sowohl die vorderen wie auch die hinteren Drüsen sind ebenfalls nach dem Typus der acinösen Drüsen gebaut und ähneln gleichfalls mehr den Kopfdrüsen gewisser Myriapoden als den Speicheldrüsen der Orthopteren.

Der Unterschied zwischen den vorderen und den hinteren Drüsen tritt bei *Ctenolepisma* noch schärfer hervor als bei *Machilis*; die hinteren Drüsen sind ebenso gleichartig gebaut, während die vorderen im Gegenteil aus peripheren und centralen Zellen zusammengesetzt sind (Fig. 8 *hsp* und *vsp*).

Das Protoplasma der centralen Zellen besitzt, wie dies auch bei *Machilis* der Fall ist, einen zart-wabigen Bau und läßt sich nicht färben; das Protoplasma der kleineren peripheren Zellen dagegen färbt sich intensiv mit verschiedenen Kernfärbemitteln.

Offenbar produzieren die peripheren, wie auch die centralen Zellen in den vorderen Speicheldrüsen von *Ctenolepisma* verschiedene Secrete. Dasselbe gilt anscheinend auch für die entsprechenden Drüsen von *Machilis*.

Campodea staphylinus Westw.

Die Kopfdrüsen dieser Form sind schon früher von mir (23) beschrieben worden, allein nach einer neuerlichen Untersuchung ihres Baues stellte es sich heraus, daß meine früher mitgeteilte Beschreibung einen ziemlich wesentlichen Irrtum enthält; da die erwähnte Arbeit außerdem in russischer Sprache veröffentlicht wurde, so beabsichtige ich, diese Drüsen hier aufs neue zu beschreiben.

Campodea besitzt vier Paare von Kopfdrüsen: Speicheldrüsen, tubulöse Drüsen, Wangendrüsen und spezielle Bildungen, welchen ich die Bezeichnung »Grassische Drüsen« gegeben habe.

Das erste Drüsenpaar liegt im vorderen Abschnitt des Prothorax und im hinteren Abschnitt des Kopfes, wobei eine jede Drüse aus zwei Lappen besteht, einem prothoracalen und einem Kopflappen. Der prothoracale Lappen (Fig. 10 gl_1) beginnt in der vorderen Hälfte des ersten Brustsegments und zieht sich längs der Speiseröhre bis zur Höhe der hinteren Fläche des unteren Schlundganglions hin, oberhalb dessen sich beide Lappen miteinander vereinigen. Der Kopflappen dieser Drüse (Fig. 11 gl_1) senkt sich von der Vereinigungsstelle beider Lappen nach unten und lagert sich seitlich von dem unteren Schlundganglion, zwischen diesem und den Schlingen der tubulösen Drüse. Die beiden Lappen einer jeden Drüse bestehen aus einer großen Anzahl kleiner Drüsenzellen, und in der Mitte eines jeden Lappens verläuft ein Gang, welcher auf gelungenen Schnitten gut zu bemerken ist (Fig. 11).

Die Kanäle beider Drüsen verschmelzen miteinander, und von ihrem Vereinigungspunkte aus verläuft der gemeinsame Ausführgang der Drüse, dessen weiteren Verbleib ich jedoch nicht verfolgen konnte. Die Schwierigkeit der Untersuchung eines so zarten Objektes wird hier noch durch den Umstand erschwert, daß über dem prothoracalen Lappen der Drüse ein Tracheenstamm verläuft, welcher nach seinem Eintritt in den Kopf sich zu verzweigen beginnt; dank diesem Umstande kann man sehr leicht den Irrtum begehen, eine der Tracheenverästelungen für den Ausführgang der Drüse anzusehen.

Im übrigen erinnert dieses Drüsenpaar in bezug auf Topographie und allgemeinen Bau außerordentlich an die Speicheldrüsen gewisser Collembola; so bestehen speziell die Speicheldrüsen bei den Vertretern der Familie Achorutidae nach den Beobachtungen von Becker (2) ebenfalls eine jede aus einem prothoracalen und einem Kopflappen, und von der Stelle, wo beide sich vereinigen, führt ein Gang, welcher auf dem Hypopharynx ausmündet.

Aus diesem Grunde betrachte ich dieses Drüsenpaar von *Campodea* als ein Homologon der Speicheldrüsen der Collembola und halte es für mehr als wahrscheinlich, daß ihr Secret sich in die Mundhöhle ergießt, weshalb diese Drüsen denn auch als Speicheldrüsen bezeichnet werden können.

Das zweite Drüsenpaar von *Campodea* ist bereits als Speicheldrüse in den Arbeiten von Grassi (9) und Nassonow (20) beschrieben worden, allein diese Bezeichnung erscheint, wie dies bereits für die entsprechenden Drüsen von *Machilis* nachgewiesen wurde, durchaus unrichtig, und diese Drüsen müßten richtiger als tubulöse Drüsen bezeichnet werden.

Eine jede Drüse besteht, wie dies auch bei *Machilis* und *Ctenolepisma* der Fall ist, aus einer dünnwandigen Endblase (Fig. 11 *S*) und einem stark gewundenen Kanälchen oder »labyrinthe« (*L*), dessen Schlingen die Seitenabschnitte des Kopfhinterteiles erfüllen. Jede tubulöse Drüse mündet durch einen kurzen Ausführgang unterhalb des unteren Schlundganglions in die Tasche der Unterlippe aus.

Im allgemeinen erinnern die tubulösen Drüsen von *Campodea* ganz erstaunlich an die entsprechenden Drüsen der höheren Thysanuren; sie unterscheiden sich von diesen einigermaßen dadurch, daß die Endbläschen mit ihrem freien Ende sehr weit nach unten ragen, wobei sie der Hypodermis der Unterseite des Kopfes an derjenigen Stelle fast ganz dicht anliegen, wo die Ausführgänge der rechten und linken Seite nach außen münden.

Aus diesem Grunde habe ich diese Endbläschen in meiner ersten

Arbeit für selbständige Drüsen angesehen, welche ebenfalls in die Tasche der Unterlippe ausmünden, dieselben als die kleinen tubulösen Drüsen bezeichnet und den Versuch gemacht, diese Drüsen mit den runden Drüsen der Collembolen zu homologisieren. Hierin besteht der hauptsächlichste Irrtum in meinem obenerwähnten Aufsatze.

Für das dritte Drüsenpaar von *Campodea* gibt es keine entsprechenden Drüsen bei den Machilidae und Lepismatidae, indem dieses Paar bei *Campodea* erst infolge des eigenartigen Baues der Mundwerkzeuge dieser Form aufgetreten ist. Die Collembola dagegen, welche ebensolche entotrophe Formen darstellen wie *Campodea*, sind mit entsprechenden Drüsen ausgerüstet, die von Becker (2) unter dem Namen Wangendrüsen beschrieben worden sind.

Wie aus der Fig. 12 (gl_3) ersehen werden kann, liegt eine jede Wangendrüse einerseits der Hypodermis des mittleren Teiles des Kopfes, anderseits aber dem Futterale an, in welchem die Mundwerkzeuge eingeschlossen sind. Nach oben hin reichen diese Drüsen bis zum oberen Rande der Mandibel, nach unten hin dagegen enden sie in einiger Entfernung von den Palpi labiales (*pl*); der untere Teil der Drüse ist gleichzeitig auch der breiteste.

Eine jede Wangendrüse stellt eine lockere Anhäufung sehr kleiner Drüsenzellen dar, welche keine gemeinsame Secretionshöhle bilden. Ihre physiologische Aufgabe besteht zweifellos in der Ausscheidung eines Secretes, welches die Reibung der Mundteile an der hinteren Wangenwand verringert. Ob eine jede Zelle in dieser Drüse ihren eignen Gang besitzt, wie dies in der Wangendrüse von *Neanura* der Fall ist, oder ob dieselben sich zu diesem Zwecke paarweise vereinigen, wie bei den übrigen Collembolen, konnte ich auf meinen Präparaten nicht feststellen. In dem unteren Teil der Masse einer jeden Drüse befindet sich ein Organ von ebenfalls drüsigem Charakter, welches bei den Collembolen und den übrigen Thysanuren nicht angetroffen wird und von mir als Grassisches Organ oder Grassische Drüse bezeichnet worden ist (Fig. 12 u. 13 gl_4). Diese Drüse wird von vorn, von hinten, von rechts und von links von der Wangendrüse umgeben, während sie mit ihren beiden übrigen Flächen der Hypodermis, bzw. dem Futteral der Mundteile anliegt.

Die genannte Drüse wurde bereits von Grassi (9) bemerkt, der angibt, dieselbe habe das Aussehen einer sich an die Hypodermis anschließenden Linse, wobei sich in dem centralen Teil dieser »Linse« eine Anhäufung von Kernen befinde, während der übrige Teil derselben von langen, diese Anhäufung umgebenden Zellen gebildet werde.

Wie die Fig. 12 zeigt, ist diese Beschreibung im allgemeinen ziemlich zutreffend und die Vergleichung der Drüse mit einer Linse recht gelungen, indem dieselbe in der Tat sowohl auf Quer- als auch auf Sagittalschnitten eine ovale Gestalt besitzt.

Die Entstehung der centralen Anhäufung von Kernen in den Grassischen Drüsen erkläre ich mir in folgender Weise: eine jede Drüse besteht aus langen, kegelförmigen, mit der Spitze nach innen, mit dem breiten Ende nach der Peripherie gerichteten Zellen. Die größere Anzahl von Zellen ist mit Secret angefüllt, weshalb sich diese Zellen nicht färben lassen, während der Kern von diesem Secret nach der Spitze hin verdrängt ist, so daß diese Kerne im Centrum der Drüse die geschilderte Anhäufung bilden.

Zwischen den aneinander stoßenden Enden oder Spitzen der Zellen bleibt ein leerer Raum oder richtiger eine Höhle bestehen, welche auf vielen Schnitten deutlich zu sehen ist; dieselbe ist auch auf der Fig. 13 zu erkennen, welche nach einem Totalpräparat gezeichnet ist. In dieser Höhle nun sammelt sich wahrscheinlich das Secret an, welches sich in den Zellen der Grassischen Drüse bildet, allein das weitere Schicksal dieses Secretes ist mir völlig unklar, indem diese Drüsen keinerlei Ausführgänge besitzen. Zieht man in Betracht, daß die Hypodermis und das Chitin, welche diesen Drüsen anliegen, keinerlei Öffnungen aufweisen, so wird man annehmen können, daß das Secret durch das Futteral der Mundteile in die Mundhöhle gelangt.

Es muß hervorgehoben werden, daß in der gleichen Arbeit von Grassi (9) Hinweise auf das Vorhandensein zweier andrer Paare von Kopfdrüsen (Speichel- und Wangendrüsen) zu finden sind, allein die Bedeutung dieser Drüsen als solche ist dem genannten Autor unbekannt geblieben, und er bezeichnet dieselben als »tessuto connetivo« und »tessuto fibrillare«.

Japyx solifugus Hal.

In einer der Arbeiten von Grassi (9), auf welche hier wiederholt hingewiesen worden ist, finden wir schon Angaben über das Vorhandensein bei *Japyx solifugus* von ebensolchen tubulösen Drüsen, wie wir sie auch bei *Campodea* kennen gelernt haben.

Vor nicht allzu langer Zeit beschrieb Verhoeff außerdem noch zwei Paare eigenartiger Strahlendrüsen im Kopfe von *Japyx graecus* Verh., welche nach seiner Terminologie unter den Kopfpleuren liegen. Eine jede dieser Drüsen besteht, nach der Beschreibung des erwähnten Autors, aus polygonalen Zellen, wobei von ihrem mittleren Teil aus nach allen Seiten hin Faden verlaufen, welche der Drüse ein strahlenförmiges Aussehen verleihen. Diese Fäden sind nach der Ansicht von Verhoeff nichts andres, als feinste Röhrchen, aus welchen das Secret in die gemeinsame Höhle der Drüse gelangt; außerdem besitzt eine jede Drüse einen gemeinsamen Ausführgang.

Für meine Untersuchungen stand mir ausschließlich in Alkohol konserviertes Material von *Japyx solifugus* zur Verfügung, an welchem ich nur die Zahl der Kopfdrüsen dieser Form feststellen konnte, die Einzelheiten des Baues jedoch unberücksichtigt lassen mußte.

Allein auch auf Grund dieses Materiales konnte ich mich sicher davon überzeugen, daß entweder der von Verhoeff untersuchte *Japyx graecus* sich durch wesentliche Eigentümlichkeiten von meiner Form unterscheidet, oder aber die Beschreibung des genannten Autors der Wirklichkeit nur wenig entspricht. Bei *Japyx solifugus* fand ich drei Paare von Kopfdrüsen: tubulöse, Speichel- und Wangendrüsen. Die tubulösen Drüsen (Fig. 14 gl_2) unterscheiden sich fast in keiner Weise von den entsprechenden Drüsen bei *Campodea*; ihre Schlingen erfüllen in derselben Weise die Seitenabschnitte des hinteren Teiles des Kopfes, und sie enden in Gestalt ebensolcher dünnwandiger Endbläschen, wie dies auch bei den übrigen Thysanuren der Fall ist. Schon Grassi hat darauf hingewiesen, daß eine jede tubulöse Drüse in einen selbständigen Gang übergeht, und daß diese Ausführgänge in der Nähe des vorderen Teiles der Unterlippe nach außen münden.

Die Wangendrüsen von *Japyx solifugus* (Fig. 15 gl_3) unterscheiden sich in keiner Weise von den entsprechenden Drüsen bei *Campodea* und den Collembolen; sie liegen ebenfalls in dem Innern der Masse der Wange und bestehen ebenso aus kleinen Drüsenzellen.

Grassische Organe fehlen bei *Japyx solifugus* vollständig.

In der Arbeit von Grassi (9) finden sich auch Angaben bezüglich der Wangendrüsen von *Japyx*, doch werden dieselben von ihm, wie auch bei *Campodea*, als »tessuto connetivo« bezeichnet.

Die Speicheldrüsen von *Japyx* (Fig. 14 gl_1) sind von sehr geringer Größe und haben das Aussehen zweier kleiner, im hinteren Teile des Kopfes seitlich und etwas oberhalb von der Speiseröhre liegender Anhäufungen von Zellen. Diese Drüsen sind meistens nur auf einigen wenigen Schnitten zu sehen, indem ihre Länge $40\,\mu$ nicht übersteigt.

Ich halte diese Gebilde für Speicheldrüsen, indem die Speicheldrüsen der Collembolen aus den Familien der Entomobryidae und Sminthuridae nach den Beschreibungen von Willem et Sabbe (26), Folsom (8), Willem (27) und Becker (2) genau den gleichen Charakter aufweisen.

Bei den niederen Collembola, und zwar bei den Achorutidae, besteht eine jede der beiden Speicheldrüsen aus zwei Lappen, einem prothoracalen und einem Kopflappen, wie wir dies auch bei *Campodea* gesehen haben; in den beiden andern Familien der Collembola dagegen sind die Speicheldrüsen sehr klein, bestehen aus einer nur sehr geringen Anzahl von Zellen und liegen ganz im Kopfe. *Japyx* steht demnach nach der Anzahl und dem Charakter seiner Kopfdrüsen den Collembola noch näher als *Campodea*. Diesen beiden Formen fehlt nur ein Paar der bei den Collembola vorhandenen Drüsen, und zwar die runden Kopfdrüsen (»glandes sphériques« nach Willem).

Allgemeine Betrachtungen.

Auf Grund der oben mitgeteilten Angaben können wir erkennen, daß zwischen den Kopfdrüsen der niederen und denjenigen der höheren Thysanuren ein großer Unterschied zu bemerken ist. Beiden gemeinsam sind nur die bei allen Thysanuren nach dem gleichen Typus gebauten tubulösen Drüsen und die einen viel weniger gleichartigen Bau aufweisenden Speicheldrüsen.

Ich bin der Ansicht, daß die Speicheldrüsen von *Campodea* und *Japyx* den hinteren Speicheldrüsen von *Machilis* und *Ctenolepisma* analog sind, indem, wie wir gesehen haben, die Speicheldrüsen von *Campodea* den entsprechenden Drüsen der Achorutidae, diejenigen von *Japyx* dagegen den entsprechenden Drüsen der Entomobryidae und Sminthuridae sehr ähnlich sind, während sie bei allen Vertretern der Collembola auf dem Hypopharynx in den Mund ausmünden.

Gebilde, welche den vorderen Speicheldrüsen von *Machilis* und *Ctenolepisma* homolog wären, sind bei *Campodea* und *Japyx* nicht vorhanden; dafür sind bei diesen beiden letztgenannten Formen, in Abhängigkeit von der eigenartigen Bildung ihrer Mundteile, Wangendrüsen aufgetreten, welche auch bei den Collembolen vorhanden sind. Becker (2) hat die morphologische Bedeutung dieser Drüsen ganz richtig gedeutet, indem er sie für Derivate einzelliger Hautdrüsen ansieht, wie sie bei den Insekten so häufig angetroffen werden.

Bei *Campodea* findet sich außerdem noch ein Paar besonderer drüsiger Bildungen, welche ich die Grassischen Organe genannt habe, allein die morphologische Bedeutung dieser Organe kann ich mir noch weniger erklären, als deren physiologischen Zweck.

Welches ist nun die morphologische Bedeutung einerseits der tubulösen Drüsen und anderseits der Speicheldrüsen (der vorderen sowohl wie auch der hinteren) bei den Machilidae und den Lepismatidae?

Erstere verdienen ein ganz besonderes Interesse, indem wir es hier zweifellos mit Kopfnephridien zu tun haben, wie sie bisher nur bei Embryonen der Insekten beobachtet worden sind. Diese Nephridien gehören dem letzten Kopfsegment (Labialsegment) an. Meine Behauptung könnte bei dem völligen Fehlen embryologischer Hinweise gewagt erscheinen, doch sprechen für dieselbe zwei meiner Ansicht nach schwerwiegende Erwägungen. Erstens zeigt der Aufbau der tubulösen Drüsen aus einem Endbläschen und einem gewundenen Kanälchen eine erstaunliche Ähnlichkeit mit dem Bau der Antennendrüse und der Schalendrüse bei den Crustaceen, der Coxaldrüsen bei den Arachnoideen, endlich mit dem Bau der Nephridien von *Peripatus*. Zweitens läßt die Ausscheidung von ammoniakalischem Karmin durch die Wandungen des Endbläschens meiner Ansicht nach nicht den geringsten Zweifel darüber bestehen, daß dieses letztere Gebilde mesodermalen Ursprunges ist, indem mir kein Fall bekannt ist, wo diese Substanz durch ein Organ andrer Abstammung abgeschieden würde.

Es muß hier bemerkt werden, daß nicht die Thysanuren allein derartige Kopfnephridien besitzen; ebensolche Nephridien stellen auch die tubulösen Drüsen der Collembolen dar, welche nach den Untersuchungen von HOFFMANN (16) mit dünnwandigen Endbläschen (»Reservoire« dieses Autors) enden.

Die Speicheldrüsen der Apterygota (und zwar sowohl die vorderen als auch die hinteren bei den Machilidae und Lepismatidae) sind ohne allen Zweifel ebensolche ectodermale Bildungen, wie die ihnen so ähnlichen Kopfdrüsen bei *Scolopendra* und den Insekten.

In seiner ausführlichen Arbeit über die Entwicklung von *Scolopendra* hat HEYMONS (15) darauf hingewiesen, daß gerade diese letztgenannten Bildungen als ein Homologon der Cruraldrüsen anzusehen sind; als eine Modifikation dieser Drüsen können wir mit vollem Recht auch die Speicheldrüsen der Apterygota ansehen.

Die vorderen Drüsen von *Machilis* und *Ctenolepisma* gehören zweifellos dem Mandibularsegment an (vgl. Fig. 7) und stellen dessen mediale crurale Drüsen dar. Die hinteren Drüsen dieser beiden Formen münden, ebenso wie diejenigen von *Japyx*, *Campodea* und den Collembola, an der hinteren Wand des Mundes zu beiden Seiten des Hypopharynx, oder zwischen diesem und der Unterlippe aus. Ebenso münden auch die Speicheldrüsen der höheren Insekten (Pterygota) in den Mund, doch dürften wir es hier mit einer sekundären Erscheinung zu tun haben; in Wirklichkeit gehören die Speicheldrüsen der Insekten dem Labialsegment an, und auf das gleiche Segment müssen wir auch die Speicheldrüsen der niederen Apterygota, sowie die hinteren Drüsen der Machilidae und der Lepismatidae beziehen.

Es ist noch die außerordentliche Ähnlichkeit hervorzuheben, welche zwischen den Drüsen der höheren Thysanura und den Drüsen von *Iulus* besteht, wie diese letzteren neuerdings von Krug (17) beschrieben worden sind. Diese Myriapode besitzt ein Paar von vorderen Speicheldrüsen[1], welche an der oberen Mundwand ausmünden, ein Paar hinterer Speicheldrüsen, welche am Hypopharynx in den Mund einmünden, endlich ein Paar tubulöser Drüsen, welche ihr Secret am vorderen Rande des Gnathochilariums nach außen ergießen.

Ich halte es außerdem für höchst wahrscheinlich, daß die tubulösen Drüsen von *Iulus* nicht nur eine äußerliche Ähnlichkeit mit den tubulösen Drüsen der Apterygota besitzen, sondern daß sie ebenfalls nichts andres darstellen, als modifizierte Kopfnephridien. Erstens entwickeln sich diese Drüsen nach den Beobachtungen von Heathcote (12), im Gegensatz zu den Speicheldrüsen der Insekten und Chilopoden, aus dem Mesoderm. Zweitens scheiden, nach den neuesten Beobachtungen von Bruntz (5), auch diese Drüsen ammoniakalischen Karmin aus.

Man wird es demnach für bewiesen halten können, daß bei den niederen Insekten und Myriapoden (und zwar den Apterygota und den Diplopoda) in deren Kopfe noch Excretionsorgane in Gestalt von Kopfnephridien erhalten geblieben sind, wie sie auch bei *Peripatus* und den Crustacea vorkommen. Die höher organisierten Tracheaten dagegen (Chilopoda, Insecta pterygota) haben diese Drüsen bereits gänzlich eingebüßt.

Den hinteren Speicheldrüsen von *Machilis* und *Ctenolepisma* entsprechen die Speicheldrüsen von *Campodea*, *Japyx*, der Collembola und vieler Pterygota. Bei einigen Pterygota finden sich jedoch im Kopfe Bildungen, welche zweifellos den vorderen Speicheldrüsen der höheren Thysanura homolog sind. Ich werde mich darauf beschränken, nur einige Beispiele dieser Art anzuführen.

In einer seiner Arbeiten erwähnt Heymons (14) bei der Besprechung der Embryologie von *Forficula* die Anlage zweier Kopfdrüsen, welche späterhin in den Kopf ausmünden, und zwar jede der Drüsen an dem inneren Winkel der entsprechenden Mandibel. Leider ist der Bau der

---

[1] Krug betrachtet dieselben, wie mir scheint, irrtümlich als unpaar mit je zwei Ausführgängen.

Kopfdrüsen bei den erwachsenen Forficuliden von niemandem untersucht worden.

Patten (22) hat auf das Vorhandensein von Spinndrüsen bei den Trichoptera hingewiesen, welche durch Invagination des Ectoderms von der Innenseite einer jeden Mandibel her entstehen. Lucas (19) beschrieb ein Paar ebensolcher, an der Basis der Mandibeln in den Mund ausmündender Drüsen bei den Larven von *Anabolia furcata*.

Endlich hat Blanc[1] (3) bei der Raupe von *Bombyx mori* Speicheldrüsen beschrieben, welche dem Mandibularsegment angehören. Alle diese Drüsen sind, wie die vorderen Speicheldrüsen von *Machilis* und *Ctenolepisma*, zweifellos modifizierte mediale Cruraldrüsen des Mandibularsegmentes.

Homologa dieser Drüsen finden sich vielleicht auch unter den zahlreichen Kopfdrüsen der Hymenopteren, welche von Schiemenz (24) und Bordas (4) untersucht worden sind; solange jedoch keine Angaben aus der Embryologie vorliegen, fällt es schwer, zu entscheiden, welche von diesen Drüsen Neubildungen darstellen, und welchen von ihnen eine phylogenetische Bedeutung zukommt.

St. Petersburg, im Januar 1908.

Literatur.

1. Becker, Einige Bemerkungen zur Anatomie von Machilis maritima. Zool. Anz. XXI. 1898.
2. — Zur vergleichenden Anatomie der Kopfdrüsen bei den Collembolen. (Russisch.) Bull. Soc. Imp. Am. Sc. Nat. etc. de Moscou. XCVIII. 1903. [Refer. von N. v. Adelung. Zool. Centralbl. XI. 1904.]
3. Blanc, La tête du Bombyx mori à l'état larvaire. Trav. Laborat. Études de la Soie Lyon. 1891.
4. Bordas, Apareil glandulaire des Hyménoptères. Ann. Sc. Nat., Zool. (7), XIX. 1894.
5. Bruntz, Contribution à l'Étude de l'Excrétion chez les Arthropodes. Arch. Biol. 20. 1904.
6. — Les reins labiaux des Thysanoures. Arch. Zool. Exp. (4). II. 1904.
7. Fernald, The relationships of Arthropods. Studies from the biol. Labor. J. Hopkins Univers. IV. 1890.
8. Folsom, The Anatomy and Physiology of the Mouth-Parts of Orchesella cincta. Bullet. of the Museum Comp. Zool. Harvard College. XXXV. 1899.

---

[1] Die Ergebnisse dieser Arbeit sind mir nur aus »Packard, Textbook of Entomology 1903« bekannt.

9. Grassi, I progenitori degli Insetti e dei Miriapodi. L'Japyx e la Campodea. Atti dell' Accad. Gioenia in Catania. (3) XIX. 1886.
10. — Contribuzione allo studio dell' Anatomia del genere Machilis. Atti dell' Accad. Gioenia. (3) XIX. 1886.
11. — Anatomia comparata dei Tisanuri. Atti Accad. d. Lincei. (4a). IV. 1887.
12. Heathcote, The Early Development of Iulus terrestris. Quart. Journ. of Micr. Sc. (2) XXVI. 1886.
13. Herbst, Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden. Biblioth. Zool. IX. 1891.
14. Heymons, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895.
15. — Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica. XXXIII. 1901.
16. Hoffmann, Über den Ventraltubus von Tomocerus plumbeus L. und seine Beziehungen zu den großen unteren Kopfdrüsen. Zool. Anz. XXVIII. 1904.
17. Krug, Beiträge zur Anatomie der Gattung Iulus. Jenaische Zeitschr. XLII. N. F. XXXV. 1907.
18. Lebedeff, Über die Speicheldrüsen der Küchenschabe. (Russisch mit deutschem Resümee.) Trav. Soc. Natur. Kasan. XXXIII. 1899.
19. Lucas, Beiträge zur Kenntnis der Mundwerkzeuge der Trichoptera. Inaug.-Diss. Berlin 1893.
20. Nassonow, Zur Morphologie der niederen Insekten. (Russisch.) Bull. Soc. Imp. Am. Sc. Nat. etc. de Moscou. LII. 1887.
21. Oudemans, Bijdrage tot de kennis der Thysanura en Collembola. Amsterdam 1887.
22. Patten, The development of Phryganids. Quart. Journ. Micr. Sc. XXIV. 1884.
23. Philiptschenko, Zur Anatomie der Campodea staphylinus Westw. (Russisch.) Trav. Soc. Imp. Natur. St. Pétersb. XXXV. 1905.
24. Schiemenz, Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene. Diese Zeitschr. XXXVIII. 1883.
25. Verhoeff, Zur vergleichenden Morphologie und Systematik der Japygiden. Arch. f. Naturg. LXX. 1904.
26. Willem et Sabbe, Le tube ventral et les glandes céphaliques des Sminthures. Annales de la Soc. entomolog. de Belgique. XLI. 1897.
27. Willem, Les glandes céphaliques des Orcheselles. Arch. Biol. XVII. 1900.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

ag, Ausführgänge der Speicheldrüsen;
fk, Fettkörper;
gl_1, Speicheldrüse;
gl_2, tubulöse Drüse;
gl_3, Wangendrüse;
gl_4, Grassisches Organ;
hsp, hintere Speicheldrüse;
int, Darm;
md, Mandibel;
mh, Mundhöhle;
oes, Speiseröhre;
pl, Labialtaster;

sbg, unteres Schlundganglion;
srg, oberes Schlundganglion;
tr, Trachee;
vsp, vordere Speicheldrüse;
S, Endbläschen
L, gewundener Kanal } der tubulösen
C_1, Ausführgang } Drüse;
C_2, gemeinsamer Ausführgang der beiden tubulösen Drüsen.

Tafel V.

Fig. 1—5. *Machilis maritima* Leach.

Fig. 1. Querschnitt durch die Grenze zwischen Kopf und Prothorax (35/1).

Fig. 2. Querschnitt durch den hinteren Teil des Kopfes (35/1).

Fig. 3. Sagittalschnitt durch den mittleren Teil des Kopfes und den Prothorax (35/1).

Fig. 4. Schnitt durch die vordere Speicheldrüse (140/1).

Fig. 5. Schnitt durch die hintere Speicheldrüse (70/1).

Fig. 6—9. *Ctenolepisma lineata* F.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch Kopf und Prothorax (45/1).

Fig. 7. Querschnitt durch den vorderen Teil des Kopfes (45/1).

Fig. 8. Mittlerer Teil eines Querschnittes durch den vorderen Teil des Prothorax (140/1).

Fig. 9. Unterer Teil eines Querschnittes durch den hinteren Teil des Kopfes (70/1).

Tafel VI.

Fig. 10—13. *Campodea staphylinus* Westw.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch Kopf und Prothorax (70/1).

Fig. 11. Querschnitt durch den hinteren Teil des Kopfes (210/1).

Fig. 12. Querschnitt durch den mittleren Teil des Kopfes (210/1).

Fig. 13. Wangendrüse und GRASSIsches Organ nach einem Totalpräparat (140/1).

Fig. 14—15. *Japyx solifugus* Hal.

Fig. 14. Querschnitt durch den hinteren Teil des Kopfes (100/1).

Fig. 15. Querschnitt durch den mittleren Teil des Kopfes (100/1).

Über Bau und Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates bei myopsiden Cephalopoden.

Von

Walter Döring
aus Schönefeld bei Leipzig.

Mit 59 Figuren im Text.

Inhalt.

Seite
Einleitung: Fragestellung, Literatur, Material und Methode 112
A. Der Bau des weiblichen Geschlechtsapparates.
  I. Seine spezielle Ausbildung bei den einzelnen Formen *Sepia elegans, Sepia officinalis, Loligo vulgaris, Loligo marmorae, Rossia macrosoma* und *Sepiola Rondeletii* 117
    1. Der Leitungsweg 117
      a. Der Eileiter.
      b. Die Eileiterdrüse.
    2. Der accessorische Drüsenapparat 142
      a. Die Nidamentaldrüsen.
      b. Die accessorischen Nidamentaldrüsen.
  II. Seine typische Ausbildung und Differenzierungstendenz auf Grund eines Vergleiches der einzelnen Apparate 150
B. Die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates 156
  I. Ihr spezieller Verlauf bei *Sepia* 156
    1. Der Leitungsweg 157
    2. Der accessorische Drüsenapparat 170
  II. Ihr typischer Verlauf auf Grund eines Vergleiches der Entwicklung von *Sepia* mit Entwicklungsstadien andrer Formen *Loligo, Sepiola, Illex, Octopus* 182
Schluß: Hauptergebnisse 188
Literaturverzeichnis 188

Fragestellung, Literatur, Material und Methode.

Die Diskussion der Cölomfrage hat die Aufmerksamkeit der Zoologen erneut auf die Geschlechtsorgane der Mollusken gelenkt. In der Tat zeigen diese Organe derartig interessante Beziehungen zu Cölom und Nephridien, daß durch ihr genaues Studium manch wertvoller Einblick in Bau und Bedeutung der sekundären Leibeshöhle gewonnen wurde. Für die Morphologie des Genitalapparates der Mollusken förderten die zahlreich angestellten Untersuchungen das wichtige Resultat, daß die Gonadenhöhle nur als ein Teil der sekundären Leibeshöhle aufzufassen ist (Ziegler, 1898, S. 44).

Diesem wertvollen Ergebnis gegenüber muß es immerhin befremden, daß die morphologische Deutung der Ausführungsgänge für zahlreiche Mollusken noch aussteht. Wohl wissen wir, daß ein großer Teil von ihnen die Nephridien als Leitbahnen benutzt; welcher morphologische Wert dagegen den selbständigen Leitungswegen der übrigen Formen zukommt, steht nur in vereinzelten Fällen fest. Völlig unaufgeklärt sind in dieser Beziehung die Ausführungsgänge der Cephalopoden, die gleichfalls selbständige Leitungswege darstellen.

Die vorliegende Arbeit will in ihrem Kern einen Beitrag zu dieser Frage nach dem morphologischen Wert der Leitungswege der Cephalopoden liefern. Sie beschränkt sich auf den weiblichen Geschlechtsapparat der Myopsiden, befaßt sich also mit einem Leitungswege, der sich durch relative Einfachheit auszeichnet und daher für den vorgezeichneten Zweck besonders geeignet erscheint.

Ihr Schwerpunkt liegt naturgemäß in der Untersuchung der Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates. Diese wurde auch schon deshalb in den Vordergrund gerückt, weil die Entwicklung des Leitungsweges bisher überhaupt noch nicht und die des accessorischen Drüsenapparates nur in ihren letzten Phasen untersucht wurde. Über den Bau des weiblichen Geschlechtsapparates hingegen sind wir bereits recht gut unterrichtet. Die anatomische Untersuchung bietet daher im wesentlichen eine Bestätigung, Berichtigung und Ergänzung schon vorliegender Resultate.

Da speziell über das Ovarium der Cephalopoden in neuester Zeit mehrere sehr eingehende Arbeiten erschienen sind (Bergmann, 1902 und 1903, Schweikart, 1903), so wurde auf dessen Studium verzichtet und nur Leitungsweg und accessorischer Drüsenapparat untersucht.

Überschauen wir die unserm Thema zugrunde liegende Literatur, so finden wir neben zahlreichen Einzeluntersuchungen nur wenige vergleichend anatomische Arbeiten.

Der erste, der über den Bau des weiblichen Geschlechtsapparates der Cephalopoden berichtete, war Swammerdam. In einer Zugabe zu seiner »Biblia naturae« (1738) beschrieb er den weiblichen Geschlechtsapparat einer *Sepia*. Er wies darin nicht allein bereits dessen hauptsächlichste Teile nach, sondern gab auch eine scharf umrissene, in den wesentlichsten Punkten zutreffende Darstellung der Lage und äußeren Form der einzelnen Teile (deutsche Übersetzung 1752, S. 354, Taf. LII, Fig. 10).

Während SWAMMERDAM diese Beschreibung im Rahmen der gesamten *Sepia*-Anatomie lieferte, berichtete NEEDHAM im Jahre 1745 in seinem »Account of some new microscopical decoveries« nur einige interessante Einzelheiten, die er bei der mikroskopischen Untersuchung einer *Loligo* fand. Er entdeckte die accessorischen Nidamentaldrüsen, die ihm wegen ihrer rötlichen Farbe und ihres klebrigen Inhaltes auffielen, und die Eileiterdrüse, die er freilich recht ungenau beschrieb und abbildete (französische Übersetzung 1747, S. 39 u. 40, Taf. II E).

Die erste vergleichend anatomische Behandlung unsres Themas finden wir in CUVIERS »Leçons d'anatomie comparée« (1805). In diesen berühmten Untersuchungen berücksichtigte er allerdings vorwiegend den »poulpe« (*Octopus vulgaris*) und »calmar sagitté« (*Ommastrephes sagittatus*), lieferte aber im Anschluß an diese Formen auch eine äußerst prägnante und exakte Beschreibung des weiblichen Geschlechtsapparates von *Sepia officinalis* und *Loligo vulgaris*. Vor allem stellte er den lamellösen Bau der Eileiterdrüsen dieser Formen fest und konstatierte ihre Homologie mit den Eileiterdrüsen von *Ommastrephes* und *Octopus*. Außerdem entdeckte er die Nidamentaldrüsen, deren Lage und blätterigen Bau er klar und treffend beschrieb (Leçons, tome V, p. 170/71).

Mit dem Bau des weiblichen Geschlechtsapparates von *Sepiola* befaßte sich als erster GRANT in seiner Untersuchung »On the anatomy of the *Sepiola vulgaris* (Leach) and account of a new species from the coast of Mauritius« (1835). Wenn er auch den Bau des Leitungsweges nicht richtig erkannte, so ist es doch sein Verdienst, zuerst die accessorische Nidamentaldrüse mit ihren »numerous small convoluted coeca« richtig beschrieben zu haben (S. 84). Diese Beobachtungen ergänzte 1842 PETERS in seiner Untersuchung »Zur Anatomie der *Sepiola*«, indem er die beiden Mündungsfelder der accessorischen Nidamentaldrüse von *Sepiola* feststellte (S. 335).

Einen sehr wesentlichen Fortschritt in der Kenntnis der weiblichen Geschlechtsorgane der Cephalopoden bedeutete OWENS Artikel »Cephalopoda« in TODDS »Cyclopaedia of anatomy and physiology« (1835). Nicht allein, daß dieser hervorragende Forscher den weiblichen Geschlechtsapparat einiger noch nicht untersuchter Formen (*Nautilus*, *Rossia*) beschrieb, er ergänzte, berichtigte und vertiefte zugleich die bisherigen Resultate sehr wesentlich und stellte vor allem auf Grund seiner Ergebnisse vier Typen des weiblichen Geschlechtsapparates auf, den *Nautilus*-, *Sepia*-, *Loligo sagittata*- und Octopoden-Typus. Im *Sepia*-Typus vereinigte er die Geschlechtsapparate der wichtigsten Myopsiden *Sepia*, *Loligo*, *Rossia* und *Sepiola* und charakterisierte sie treffend, indem er von ihnen hervorhob ». . . there is one oviduct, but there are tow separated nidamental glandular laminated organs« (Vol. I, S. 556). Seine 1841 erschienenen »Descriptions of some new and rare Cephalopoda« enthalten mehrere wertvolle Beobachtungen über die accessorischen Nidamentaldrüsen von *Sepia*, *Sepiola* und *Rossia*.

Die letzten Untersuchungen größeren Stils verdanken wir dem ausgezeichneten Cephalopodenforscher Brock [»Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden« (1879), »Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden« (1880) und »Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden« (1882)]. Ihm gebührt vor allem das Verdienst, als erster die Histologie des weiblichen Geschlechtsapparates eingehend berücksichtigt zu haben. Doch soll auf seine Resultate erst später genauer eingegangen werden.

Schließlich sei noch der Untersuchungen Grobbens und Racovitzas gedacht. Grobben behandelte in seiner Arbeit »Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden« (1883) fast ausschließlich das Verhältnis der Gonade zum Cölom und löste dadurch eine Frage von fundamentaler Bedeutung, ging aber auf den Bau des Leitungsweges und accessorischen Drüsenapparates nicht näher ein.

Racovitza verfolgte in seinen Studien »Sur l'accouplement de quelques Céphalopodes« (1894) und seinen »Notes de biologie III. Mœurs et reproduction de la *Rossia macrosoma*« (1894) vorwiegend physiologische Interessen, bereicherte aber zugleich unsre anatomischen Kenntnisse über den weiblichen Geschlechtsapparat der Cephalopoden durch wertvolle Mitteilungen über den Bau der Mündungsfelder des Oviducts bei *Rossia* und *Sepiola*.

Daß über die Entwicklung des Leitungsweges keine Literatur vorliegt, wurde bereits erwähnt. Für die Entwicklung des accessorischen Drüsenapparates kommen nur wenige Beobachtungen Brocks über die späteren Stadien der accessorischen Nidamentaldrüse in Betracht, die aber erst bei der Darstellung dieser Entwicklung berücksichtigt werden sollen.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Leipziger Zoologischen Institut auf Anregung des Herrn Prof. Chun angestellt. Das Material stammte im wesentlichen aus den Zoologischen Stationen von

Neapel und Roscoff. Leider war es mir nicht möglich, auch lebendes Material zu studieren, so daß auf die Behandlung der biologischen Seite des Themas und die histologische Untersuchung frischer Gewebe verzichtet werden mußte. Konserviert waren die geschlechtsreifen Tiere teils mit Sublimat, teils mit Formol.

Da der Leitungsweg und accessorische Drüsenapparat auf der Ventralseite des Eingeweidesackes liegen, so erwies es sich als vorteilhaft, von der Dorsalseite her zu präparieren. Es ließen sich dabei die Lagebeziehungen leicht erkennen, ohne daß Teile des Apparates selbst herausgenommen werden mußten. Zur genauen Feststellung dieser Lageverhältnisse, insbesondere zur schärferen Fixierung der Beziehung des Leitungsweges zur sekundären Leibeshöhle wurden außerdem einige Eingeweidesäcke kleinerer Exemplare von *Sepia elegans* und *Sepiola Rondeletii* in toto in Paraffin eingebettet und geschnitten.

Injektionspräparate konnten nicht hergestellt werden, so daß die Untersuchung der Circulationsverhältnisse wesentlich von dem Füllungszustande der Gefäße in den einzelnen Genitalbezirken abhängig war. Da es sich außerdem meist um schwächere Seitenzweige der Hauptgefäße handelte, so konnte die Vascularisierung nur bei besonders günstigen Exemplaren festgestellt werden.

Für das Studium der Innervation des weiblichen Geschlechtsapparates stellte es sich als zweckmäßig heraus, nur Formolmaterial zu verwenden und dieses längere Zeit zu wässern. An solchem Material war die Wand des Eingeweidesackes, in der die in Betracht kommenden Nerven zum Teil verlaufen, etwas durchscheinend, ein Umstand, der die Präparation wesentlich erleichterte.

Die Embryonen waren ebenfalls mit Sublimat oder Formol konserviert, doch lieferte die von FAUSSEK empfohlene Pikrinsäure die besten Resultate. Das Ausspringen des Dotters beim Schneiden wurde durch Überstreichen des Blockes mit einer Lösung von Mastixcollodium leicht vermieden. Durch Anwendung sehr verdünnter Lösungen ließen sich die Nachteile dieses Verfahrens, das langsame Trocknen der aufgetragenen Schicht und das Aufrollen der Schnitte, wesentlich abschwächen.

Als Färbemittel bewährte sich neben Säurekarmin und Hämalaun vor allem EHRLICHS Hämatoxylin, das sich für Übersichtsbilder vorzüglich eignete. Auch HEIDENHAINS Hämatoxylinfärbung wurde erfolgreich angewendet.

Da über die Orientierung des Cephalopodenkörpers noch immer keine Einigung erzielt wurde, so ist sie zunächst noch eine rein methodische Frage und soll daher gleich an dieser Stelle für die vorliegende Arbeit festgesetzt werden. Es gilt der Kopf als Vorderende, die Spitze des Eingeweidesackes als Hinterende, die Schalenseite als Dorsalseite und die Trichterseite als Ventralseite.

Bevor ich zur Behandlung des Themas selbst übergehe, drängt es mich, den Herren Professoren Chun, zur Strassen und Woltereck für die liebenswürdige Unterstützung, die ich bei ihnen während meiner Arbeit fand, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Zu aufrichtigem Danke fühle ich mich auch der Zoologischen Station zu Roscoff verpflichtet, die mir in freigebigster Weise vorzüglich konserviertes Embryonalmaterial unentgeltlich zur Verfügung stellte.

A. Der Bau des weiblichen Geschlechtsapparates.

I. Seine spezielle Ausbildung bei den einzelnen Formen.

1. Der Leitungsweg.

Sepia elegans Blainv.

Der Leitungsweg von *Sepia elegans* (Fig. 1 und 2) ist ein unpaares, nur linksseitig entwickeltes Organ. Er verbindet die sekundäre Leibeshöhle mit der Mantelhöhle und erstreckt sich im wesentlichen von hinten nach vorn. Sowohl nach seinem Bau, als nach seiner Entwicklung zerfällt er in zwei scharf unterschiedene Teile, den Eileiter und die Eileiterdrüse. Der Eileiter bildet den proximalen, die Eileiterdrüse den distalen Abschnitt des Leitungsweges. Bei dieser Lagebeziehung ist es nicht allein anatomisch, sondern auch physiologisch wichtig, daß die Eileiterdrüse dem

an.
br
or.nephr
v.br
pl.or
or.gl.od
gl.od
gl.nid.acc
or.gl.nid
a.br
v.pall
b.br
c.br
gl.per
gl.nid
od
v.abd
a.pall
or.od
ov

Fig. 1.

Situs des weiblichen Geschlechtsapparates von *Sepia elegans*. Ventralansicht. 2,25 : 1. *an*, After; *a.br*, Kiemenarterie; *a.pall*, Mantelarterie; *br*, Kieme; *b.br*, Kiemenwurzeltasche; *c.br*, Kiemenherz; *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *gl.nid.acc*, accessorische Nidamentaldrüse; *gl.od*, Eileiterdrüse; *gl.per*, Pericardialdrüse; *od*, Eileiter; *or.nephr*, Mündung der Niere; *or.gl.nid*, Mündung der Nidamentaldrüse; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *or.od*, Mündung des Eileiters in das Cölom; *ov*, Ovarium; *pl.or*, Mündungsfeld der accessorischen Nidamentaldrüse; *v.abd*, Abdominalvene; *v.br*, Kiemenvene; *v.pall*, Mantelvene.

Eileiter direkt vorgeschaltet ist, so daß sie von den austretenden Eiern passiert werden muß. Die Länge der Eileiterdrüse beträgt $^1/_2$ bis $^1/_3$ von der des Eileiters, ihre Breite kommt etwa dessen größtem Querdurchmesser gleich.

Der Eileiter ist in ungefülltem Zustande ein plattgedrückter, nach hinten zu erweiterter Gang (Fig. 2), wird aber, wenn er sich mit Eiern füllt, zu einem weiten, sackartigen Hohlraum, der nur in seinem Vorderabschnitte den Charakter eines Ganges beibehält (Fig. 1). Sein Hinterende mündet nahe der Medianebene zwischen dem Hinterende des Eingeweidesackes und den Hinterrändern der Nidamentaldrüsen durch einen kurzen, schmalen Spalt in das Cölom (Fig. 2 *or.od*). Von da zieht er in schön geschwungenem Bogen zur Lateralwand des Eingeweidesackes. Er verläuft dabei lateral von der linken Nidamentaldrüse, dem dorsalen Nierensacke und dem Kiemenherzen und mündet schließlich an der Basis der linken Kieme in die Eileiterdrüse (Fig. 1). In seinem ganzen Verlaufe schmiegt er sich zwischen die Wände der Mantelhöhle und der sekundären Leibeshöhle, eine Lage, die zusammen mit der geringen Dicke seiner eignen Wand die erwähnte plattgedrückte Form erklärt. Sein Vorderabschnitt nimmt einen besonders charakteristischen Verlauf. Er zieht an der Basis der dorsalen Wand des Cölomdivertikels hin, in den sich das Kiemenherz einstülpt.

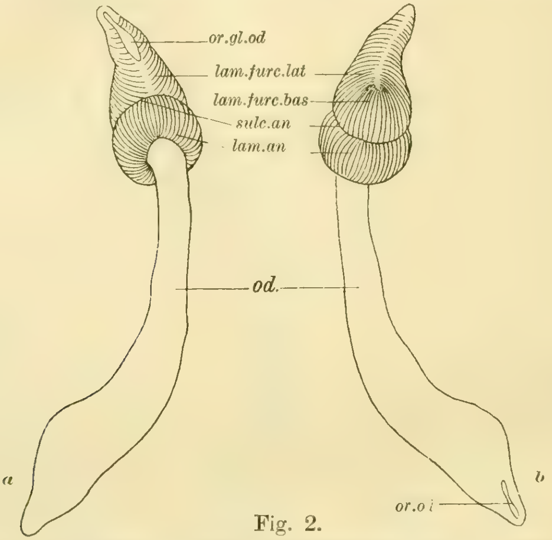


Fig. 2.

Leitungsweg von *Sepia elegans*. *a*, Lateral-, *b*, Medialansicht. 4,5 : 1. *lam.an*, Ringsystem; *lam.furc.bas*, Basis des Gabelsystems; *lam.furc.lat*, Schenkel des Gabelsystems; *od*, Eileiter; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *or.od*, Mündung des Eileiters in das Cölom; *sulc.an*, Ringfurche.

Bevor er in die Eileiterdrüse mündet, schiebt sich eine Tasche zwischen ihn und die Mantelhöhlenwand. Diese Tasche (Fig. 1 und 3 *b.br*) sackt sich von der Kiemenwurzel her nach hinten zu ein und schmiegt sich der Lateralwand des Eingeweidesackes an. Vorn öffnet sie sich mit breiter Mündung in die Mantelhöhle, nach hinten zu verschmälert sie sich rasch. Während an ihrer medialen Wand der Oviduct hinzieht, finden wir in ihrer lateralen Wand den Retractor branchiae und die Vena pallialis (Fig. 3 *m.retr.br* und *v.pall*). Dies ist wichtig; denn sowohl dieses Gefäß, als auch dieser Muskel lassen sich bei dem primitiven Oigopsiden *Illex* und dem Myopsiden *Loligo* in dem Suspensorium branchiae nachweisen, das sich bei diesen Formen weit nach hinten erstreckt und mit freiem Ventralrande dem Eingeweidesacke lose aufliegt. Wir dürfen daraus mit ziemlicher Sicherheit den Schluß ziehen, daß die Kiemenwurzeltasche phylogenetisch durch Verwachsung des freien Randes eines solchen Kiemenbandes mit dem Eingeweidesacke entstanden ist. Wie später ausgeführt werden soll, ist diese Taschenbildung vielleicht bedeutungsvoll für die phylogenetische Umlagerung des Oviductes gewesen.

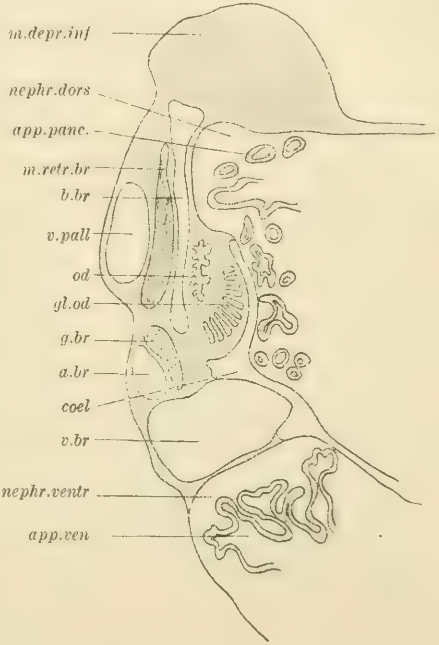


Fig. 3.

Teil eines Querschnittes durch den Eingeweidesack von *Sepia elegans*. 13,5 : 1. *a.br*, Kiemenarterie; *app.panc*, Pancreasanhänge; *app.ven*, Venenanhänge; *b.br*, Kiemenwurzeltasche; *coel*, Cölom; *g.br*, Kiemenganglion; *gl.od*, Eileiterdrüse; *m.depr.inf*, Depressor infundibuli; *m.retr.br*, Retractor branchiae; *nephr.dors*, dorsaler Nierensack; *nephr.ventr*, ventraler Nierensack; *od*, Eileiter; *v.br*, Kiemenvene; *v.pall*, Mantelvene.

Von Bedeutung sind schließlich noch die Beziehungen des Oviductes zu den größeren Gefäßen (Fig. 1). Die hier in Betracht kommenden Arterien und Venen ziehen sämtlich ventral über ihn hin. An der Grenze des hinteren Drittels verläuft die linke Vena abdominalis, und kurz vor seiner Mündung überkreuzen ihn die Vena pallialis und die Arteria und Vena branchialis. Das venöse Blut des Oviductes sammelt sich in einer Vene, die in die Vena abdominalis mündet. Die Arterie des Oviductes konnte leider nicht festgestellt werden.

Die Wand des Eileiters wird aus hohem, flimmerndem Cylinderepithel und dichtem, fibrillärem Bindegewebe gebildet. Das Bindegewebe dringt in mehreren längs gestellten, leistenartigen Erhebungen, an denen wieder Seitenleisten auftreten können, gegen das Lumen vor. In ähnlicher Weise erhebt sich das einschichtige Epithel zu zahlreichen mehrschichtigen Längsverdickungen, so daß die Wand von vornherein eine relativ große Oberfläche besitzt. Beim Durchtritt der Eier flachen sich dann sowohl die bindegewebigen, als auch die epithelialen Leisten ab und formen sich weiter die hohen Cylinderzellen zu niedrigen Plattenzellen um. Dadurch wird die enorme Ausdehnung des Oviductes zur Brunstzeit ermöglicht. An den Flimmerzellen fallen die relativ großen, scharf abgesetzten Basalkörperchen der Cilien auf.

Die Eileiterdrüse (Fig. 2 und 4), in die der Oviduct mündet, stellt eine bilateral-symmetrisch geformte Flasche dar, die sich nach hinten zu allmählich erweitert. Die Symmetrieebene dieser Flasche, die im inneren Bau noch schärfer hervortritt, fällt in eine Frontalebene. Die Hinterhälfte liegt an der medialen Wand der Kiemenwurzeltasche, während die Vorderhälfte direkt an die Mantelhöhle grenzt und mit ihrer Spitze in diese frei hineinragt (Fig. 1 *or.gl.od*). In der Brunstperiode erhebt sich die Drüse infolge weitgehender Schwellung ihrer Gewebe mit ihrer gesamten äußeren Hälfte über die Wand des Eingeweidesackes. An ihrer medialen, nach innen gewandten Seite zieht die Scheidewand zwischen dem pericardialen Teile des Cöloms und dem dorsalen Nierensacke hin, so daß sie demnach hier an beide Räume grenzt. Ihre Mündung in die Mantelhöhle liegt in der Mitte zwischen Kiemenbasis und Nierenpapille. Sie wird durch einen kurzen Längsspalt des Vorderendes gebildet, der sich in der Brunstzeit wesentlich verlängert und dann fast bis zur Mitte der Drüse reicht (Fig. 2 *or.gl.od*).

Der innere Bau der Eileiterdrüse (Fig. 4) wird wesentlich beeinflußt durch die Art, wie der Eileiter in die eben beschriebene Drüsenflasche mündet. Obwohl die Eileiterdrüse dem Eileiter vorgeschaltet ist, so tritt dieser doch nicht genau in der Mitte ihrer Hinterseite, sondern etwas vor dieser Stelle, an ihrer Lateralseite in sie ein (Fig. 4*a*). Er stülpt dabei ihre Wand weit in das Lumen vor, so daß ein scharf ausgeprägter Zapfen entsteht (Fig. 4*a* und *b*, *con*). Dieser Zapfen beherrscht den gesamten inneren Bau der Drüse. Er ist maßgebend für die Gruppierung der Drüsenlamellen und wird dadurch zugleich die Ursache einer deutlichen Gliederung der Eileiterdrüse in einen proximalen und distalen Abschnitt.

Diese Gliederung prägt sich schon äußerlich durch eine ringförmige Einschnürung aus, die etwa an der Grenze des hinteren Drittels verläuft (Fig. 2 *sulc.an*). Längs der Einschnürung verläuft an der Innenwand der Drüsenflasche eine Ringleiste, die, deutlich abgesetzt, in den Hohlraum vorspringt und die innere Grenze der beiden Abschnitte bildet (Fig. 4*a*, *reg.an*). Ringfurche und Ringleiste stehen senkrecht zur Richtung des Zapfens. Da nun dieser nicht in der Richtung des Oviductes liegt, sondern von ihr um einen Winkel von 30 bis 40° medianwärts abbiegt (Fig. 4 *a*), so ergibt sich, daß der distale Abschnitt zu einem großen Teile durch den proximalen von außen her überlagert wird.

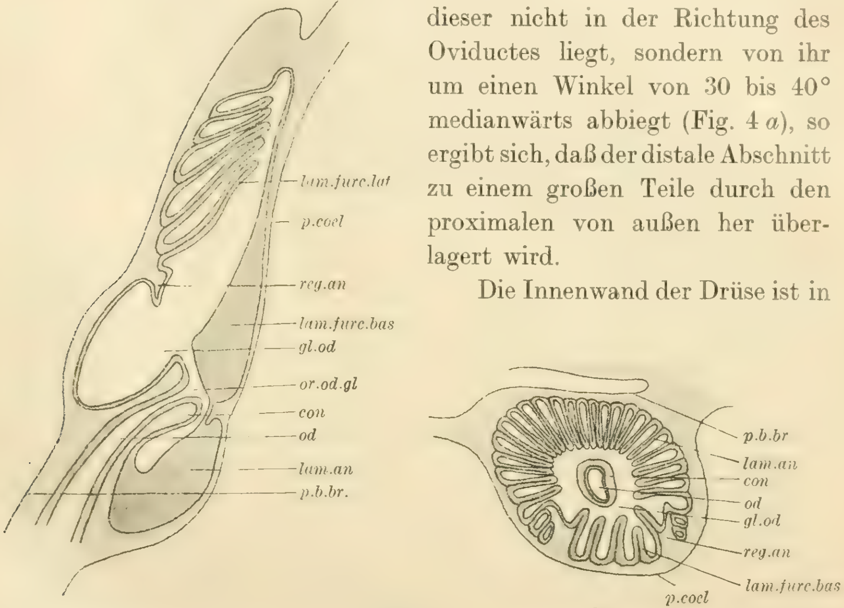


Fig. 4.

a, Längsschnitt; *b*, Querschnitt durch die Eileiterdrüse von *Sepia elegans* (halbschematisch). 45 : 1. *con*, Zapfen; *gl.od*, Eileiterdrüse; *lam.an*, Ringsystem; *lam.furc.bas*, Basis des Gabelsystems; *lam.furc.lat*, Schenkel des Gabelsystems; *od*, Eileiter; *or.od.gl*, Mündung des Eileiters in die Eileiterdrüse; *p.coel*, Wand des Cöloms; *p.b.br*, Wand der Kiemenwurzeltasche; *reg.an*, Ringleiste.

Die Innenwand der Drüse ist in eine große Zahl (70—80) Lamellen differenziert, die in ihrer Gesamtheit durch die Ringleiste in ein proximales, ringförmig gruppiertes und ein distales, gabelförmig angeordnetes System gegliedert werden. Das Ringsystem (Fig. 2 und 4 *lam.an*) besteht aus annähernd 40 halbkreisförmigen Lamellen, die den Zapfen radiär umstellen. Sie sind an die Ringleiste, die periphere Wand und die hintere Hälfte des Zapfens angeheftet und springen kulissenartig in das Lumen vor.

An das Ringsystem schließt sich nach vorn das Gabelsystem an, das ebenfalls aus 30 bis 40 Lamellen besteht. Die halbringförmige

Gabelbasis (Fig. 2 und 4 *lam.furc.bas*) liegt medial vom Lamellenring. Die Lamellen, die sie bilden, sind annähernd dreieckig geformt, werden nach vorn zu niedriger und verlieren sich schließlich als feine Falten in der Wand der Eileiterdrüse. Sie sind radiär um einen Punkt gruppiert, der in der Mitte der Medialfläche des distalen Abschnittes liegt. Hinten lehnen sich die Lamellen der Gabelbasis an die Ringleiste an, während ihr Außenrand der Drüsenwand aufsitzt. Der übrige Teil ihres Randes ist frei und springt teils gegen den Zapfen, teils in das Hauptlumen des vorderen Abschnittes vor.

Dieser Halbring geht allmählich in die beiden Gabelschenkel über, die durch zwei symmetrisch zur Hauptebene gruppierte Lamellenreihen gebildet werden (Fig. 2 und 4 *a*, *lam.furc.lat*). Die Lamellen sind ungefähr halbkreisförmig gestaltet, ragen nach innen frei in das Lumen vor und sind derart an die Wand der Drüse befestigt, daß sich ihre Flächen, von der Lateralseite her betrachtet, schräg kopfwärts neigen.

Aus der geschilderten Anordnung der Lamellen ergibt sich, daß sich die Eileiterdrüse aus zahlreichen Drüsenfächern zusammensetzt, die aber insgesamt mit einem axialen Hauptlumen kommunizieren. Bemerkenswert ist die fast geometrische Regelmäßigkeit, in der sich diese Drüsenfächer gruppieren.

Von den Gefäßen wurde wieder nur die Vene nachgewiesen. Ihre Hauptäste verlaufen in der Ringleiste und vereinigen sich an der Medialwand zu einem Gefäße, das in die Vena pallialis mündet.

Das Drüsenepithel, das sowohl die Wand der Drüse, als auch die Lamellen bedeckt und das Lumen allseitig begrenzt, ist einschichtig und setzt sich aus schlauchförmigen Drüsenzellen und keil- bis pfriemenförmigen, flimmernden Zwischenzellen zusammen. Während es an der Wand der Drüse in einfacher Schicht dem umhüllenden fibrillären Bindegewebe aufsitzt, ruht es bei den Lamellen auf einem System bindegewebiger, gefäßreicher Septen, das aus einem großen Hauptseptum und senkrecht zu diesem gestellten, in gleichen Abständen vorspringenden Nebensepten besteht (Fig. 5 *sept.princ* und *sept.lat*). Da das Epithel trotzdem überall gleich hoch ist, so sind die dem Hauptseptum aufsitzenden Zellen sehr lang, die den Nebensepten aufsitzenden um so kürzer, je näher deren peripherem Rande sie angeheftet sind.

Zur Brunstzeit bilden sich in den Drüsenzellen zahlreiche Secretvacuolen, die das Plasma bis auf dünne Zwischenlamellen verdrängen und ein im konservierten Zustande stark lichtbrechendes, mit Ehrlichs Hämatoxylin nur schwach färbbares Secret enthalten. Infolge der Schwellung der Drüsenzellen werden die flimmernden Zwischenzellen, die anfangs dicht beieinander liegen, auseinander gedrängt, verlieren ihren Zusammenhang mit der ernährenden Basis und degenerieren (Fig. 5 *c.int*). Letzteres läßt sich an der fortschreitenden Reduktion des Chromatins der Kerne deutlich beobachten.

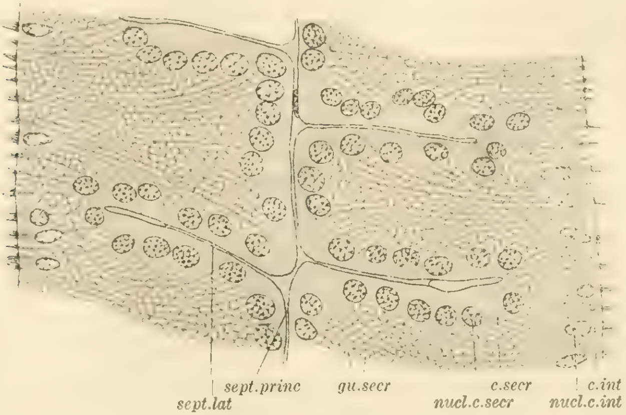


Fig. 5.

Querschnitt durch eine Lamelle der Eileiterdrüse von *Sepia elegans*. 420 : 1. *c.int*, Zwischenzelle; *c.secr*, Secretzelle; *gu.secr*, Secrettropfen; *nucl.c.int*, Kern einer Zwischenzelle; *nucl.c.secr*, Kern einer Secretzelle; *sept.lat*, Nebenseptum; *sept.princ*, Hauptseptum.

In der Nähe ihres freien Randes werden die Lamellen nur noch von dem Hauptseptum durchzogen, bilden also hier ein ganz einfaches, einschichtiges Epithel. Außerdem enthalten hier die Vacuolen der Drüsenzellen ein viel helleres, nicht färbbares Secret. Da an diesen Stellen die Zwischenzellen noch in Gruppen beieinander liegen und nur wenig degeneriert sind, so handelt es sich offenbar um ein früheres Stadium des Secretionsprozesses.

Was schließlich den Weg angeht, den die Eier in diesem Leitungswege einschlagen, so läßt sich leicht fesstellen (Fig. 1), daß sie den hinteren Abschnitt des Eileiters meist zu drei bis vier nebeneinander passieren. Infolge des Druckes, den sie einesteils gegeneinander und den andernteils die angrenzenden Organe auf sie ausüben, erfahren sie dabei eine sehr verschiedene polyedrische Abplattung. Im vorderen Abschnitt gleiten sie einzeln weiter, indem sie zugleich ihre definitive ellipsoide Gestalt annehmen.

Da bei den untersuchten brünstigen Exemplaren keine Eileiterdrüse mit gerade durchtretenden Eiern angetroffen wurde, so läßt sich nur vermuten, daß die Eier einen ähnlichen Weg nehmen wie bei *Loligo vulgaris*, wo er sich unzweideutig feststellen ließ. Danach würden sie nach dem Verlassen des Zapfens direkt in das Centrum der Gabelbasis treten und sich von hier aus in dem Grenzstreifen weiter bewegen, der die Lamellen der Gabelschenkel trennt. Wahrscheinlich sacken sie dabei wie bei *Loligo vulgaris* diesen Grenzstreifen medianwärts aus. Gestützt wird diese Vermutung durch die angeführte kopfwärts gerichtete Neigung der Lamellen der Gabelschenkel, die sich sehr leicht als eine Anpassung an den einseitig wirkenden Druck der austretenden Eier deuten läßt.

Aber selbst wenn die Eier den beschriebenen Weg nehmen, scheint es doch, als müßten sie infolge des bedeutenden Umfanges, den sie im Vergleich zur Eileiterdrüse haben (Fig. 1), die Lamellen mit Notwendigkeit bedeutend verzerren, wenn nicht gar zerstören. Da dies aber höchstwahrscheinlich nicht geschieht, so müssen wir annehmen, daß sich die Eier beim Durchtreten durch die Drüse bedeutend in die Länge strecken.

Der Leitungsweg dieser Species von *Sepia* wurde noch nicht beschrieben. Obwohl er mit dem mehrfach untersuchten Leitungsweg von *Sepia officinalis* fast völlig übereinstimmt, soll doch erst nach Beschreibung des Leitungsweges dieser Form zu der vorliegenden Literatur Stellung genommen werden.

Sepia officinalis L.

Der Leitungsweg von *Sepia officinalis* (Fig. 6) zeigt nur geringfügige Abweichungen von dem eben beschriebenen Bau, so daß es genügt, diese kurz anzuführen. Die Eileiterdrüse, deren Distalsystem relativ größer ist als bei *Sepia elegans*, mündet weiter vorn, grenzt in ganzer Ausdehnung direkt an die Mantelhöhle und erhebt sich fast völlig frei über die Wand des Eingeweidesackes. Wie Brock (1879, S. 77) bereits feststellte, inseriert an der medialen Wand ihres distalen Abschnittes ein schmales Muskelband, das zur muskulösen Leberkapsel zieht und eine Ausstrahlung derselben darstellt. Wahrscheinlich hat es die Funktion, die Eileiterdrüse bei ihrer Schwellung und der damit verbundenen Aussteifung dem Eingeweidesacke dichter anzupressen, so daß dann die Eier den Weg zum Trichter leichter finden.

Die Beziehungen des Oviductes zu den Gefäßen sind dieselben wie bei *Sepia elegans*.

Während es bei *Sepia elegans* nicht gelang, die Innervation der Eileiterdrüse festzustellen, hatte die Präparation zweier größerer Exemplare von *Sepia officinalis* Erfolg. Es ergab sich, daß die Eileiterdrüse innerviert ist. Der Nerv, der an sie herantritt, ist ein feiner Seitenzweig des linken Kiemennerven. Kurz nachdem sich der linke Visceralnerv in einen medialen und lateralen Ast, den Nervus branchialis, gegabelt hat, zweigt sich von letzterem lateralwärts der Nerv der Eileiterdrüse ab (Fig. 6 *n.gl.od*). Er zieht an der Medialseite des Distalsystems nach hinten und tritt an der Ringfurche in die Drüse ein.

Die Histologie des Leitungsweges, insbesondere die der Eileiterdrüse, stimmt mit der von *Sepia elegans* überein.

Wenden wir uns zu der Literatur, die über den Leitungsweg von *Sepia officinalis* vorhanden ist, so müssen wir besonders die sehr eingehende Untersuchung Brocks »Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden« berücksichtigen (1879, S. 70, 75, 76, 82). Während Cuvier von der Lage des Leitungsweges nur die seiner äußeren Mündung angab (1805, S. 171 »près de la branchie gauche«), stellte Brock als erster die angeführten Lagebeziehungen zu den übrigen Organen fest, übersah jedoch die Kiemenwurzeltasche und ging vor allem nicht auf das sehr charakteristische Lageverhältnis zum Cölom ein. Doch erklärt sich die letztere Lücke seiner Arbeit dadurch, daß der Bau des Cöloms der Cephalopoden erst 1884 durch Grobben aufgeklärt wurde.

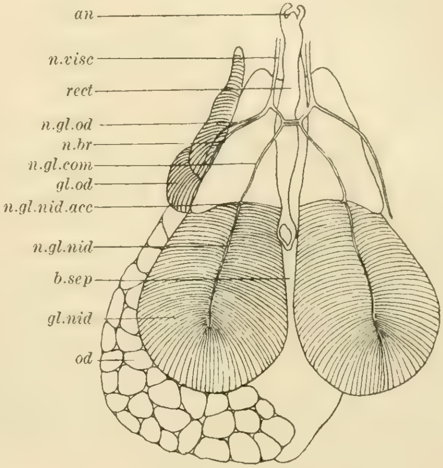


Fig. 6.

Drüsennerven des weiblichen Geschlechtsapparates von *Sepia officinalis*. Dorsalansicht des Leitungs- und Drüsenapparates. 1,5 : 1. *an*, After; *b.sep*, Tintenbeutel; *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *gl.od*, Eileiterdrüse; *n.br*, Kiemennerv; *n.gl.com*, Nerv des accessorischen Drüsenapparates; *n.gl.nid.acc*, Nerv der accessorischen Nidamentaldrüse; *n.gl.nid*, Nerv der Nidamentaldrüse; *n.gl.od*, Nerv der Eileiterdrüse; *n.visc*, Visceralnerv; *od*, Eileiter; *rect*, Rectum.

Von vornherein unwahrscheinlich ist Brocks Auffassung von dem Verhältnis der Eileiterdrüse zum Eileiter. Obwohl schon Cuvier von einem »oviductus terminé par une glande« (1805, S. 171) und Owen immer nur von »terminal glands« spricht (1835, S. 557), hält Brock den distalen Teil der Eileiterdrüse für das äußere Endstück des Eileiters, auf den sich nur die Drüsensubstanz fortsetzt (1879, S. 76). Nach seiner Auffassung ist also die Eileiterdrüse dem Oviduct nicht vorgeschaltet, sondern in ihn eingeschaltet. Spricht schon der völlig übereinstimmende Bau beider Abschnitte gegen eine derartige Deutung, so wird sie durch die Entwicklung der Drüse völlig widerlegt. Denn wie später gezeigt werden soll, gehen sämtliche Lamellen aus einer einheitlichen Anlage hervor. Der Grund des Irrtums ist wohl darin zu suchen, daß Brock bei seiner morphologischen Deutung von den Octopoden ausging, deren Eileiterdrüse in den Oviduct eingeschaltet ist. Doch wird sich zeigen, daß diese Lage der Eileiterdrüse wahrscheinlich erst sekundär durch Umbildung des distalen Drüsenabschnittes entstanden ist.

So zutreffend in der Hauptsache Brock den Bau der Eileiterdrüse beschrieb, so kam er doch über diesen Punkt zu keiner völligen Klarheit. Dies liegt vor allem daran, daß er den Zapfen übersah, der den gesamten Bau der Drüse beherrscht. Leider begegnen wir außerdem auf seinem Situsbild (Taf. II, Fig. 19) demselben Fehler, den wir in der Neuausgabe von Cuviers »Règne animal« finden. In die ventrale Seite (genauer laterale Seite) des Lamellenringes schneidet eine längsgerichtete, tiefe Furche ein, zu der sich die Lamellen senkrecht stellen, eine Bildung, die ich bei keinem Tiere vorfand.

Wenn so Brocks Beschreibung des gröberen Baues des Leitungsweges von Irrtum nicht ganz frei ist, so ist seine Darstellung des histologischen Baues um so vorzüglicher. Er war der erste, der die interessante Histologie der Eileiterdrüse aufhellte. Zwar beschrieb er nur die Struktur der Nidamentaldrüsen, wies aber mit Recht darauf hin, daß die Eileiterdrüse genau denselben Bau besitzt. In histologischer Beziehung bestätigte ich daher im wesentlichen nur das, was Brock bereits feststellte. Eins nur konnte ich nicht beobachten, nämlich den Zerfall des zwischen den Vacuolen befindlichen Plasmas in Körnchen. Es schien vielmehr, als handle es sich lediglich um Secrettröpfchen, die direkt aus den zuerst auftretenden Vacuolen hervorgehen. Dafür spricht die Tatsache, daß das Plasma bereits auf sehr frühen Stadien der Secretion bis auf dünne Zwischenlamellen verdrängt war. Da jedoch keine fortlaufende Reihe von Secretionsstadien gewonnen wurde, so muß es bei dieser Andeutung bewenden.

Auf die wichtige Frage, ob die Eileiterdrüse innerviert ist, geht Brock nicht ein. Dagegen finden wir in Chérons »Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux« (1866) eine allerdings sehr allgemein gehaltene Angabe über diesen Punkt. Nach Chéron gabelt sich jeder Visceralnerv nahe den Nierenmündungen in einen lateralen und einen medialen Zweig. Jener zieht zur Kieme, dieser vereinigt sich mit dem medialen Zweige der andern Seite zu einer Schlinge. Von ihr entspringen nach beiden Körperseiten je zwei Nerven »qui se portent à la glande ovarienne et aux oviductes ou au pénis, voire même aux glandes nidamentaires« (S. 55). In seiner Abbildung (Taf. II, Fig. 16) führt er auch einen dieser Nerven in die Gegend des Oviductes, von dem allerdings leider nur die Mündung gezeichnet ist. Ein Zweig des Nervus branchialis, der die Eileiterdrüse innerviert, ist ihm demnach nicht bekannt.

Dagegen findet meine Darstellung der Innervation der Eileiterdrüse in der Beschreibung und Abbildung des Nervensystems von *Ommastrephes todarus* durch HANCOCK eine Stütze. Er schrieb in seiner Untersuchung »On the nervous system of *Ommastrephus todarus*« (1852, S. 10): »These two branches from the ganglion on the vena cava (die Kiemennerven) give off in their course each a nerve or two, wich go to the generative organs.« Aus der Abbildung des Nervensystems (Taf. II, Fig. 1) geht weiter hervor, daß diese Genitalnerven ganz ähnlich verlaufen wie der Nerv der Eileiterdrüse bei *Sepia officinalis.* Da HANCOCK aber über die Verteilung der Nerven in die einzelnen Genitalorgane nichts Näheres mitteilt, so ist nicht ausgeschlossen, daß wir in ihnen lediglich die Eileiterdrüsennerven von *Ommastrephes todarus* vor uns haben.

Loligo vulgaris Lam.

Der Leitungsweg von *Loligo vulgaris* (Fig. 7 und 8) zeichnet sich dadurch aus, daß er nach Öffnung der Mantelhöhle in ganzer Ausdehnung übersehen werden kann. Bei oberflächlichem Vergleich seiner beiden Abschnitte springt vor allem deren abnormes Größenverhältnis in die Augen. Während die Eileiterdrüse bei *Sepia elegans* nur wenig breiter ist als die breiteste Stelle des Oviductes, ist sie bei *Loligo vulgaris* zehnmal so breit als der Eileiter. Das Längenverhältnis dagegen ist dasselbe.

Der Eileiter (Fig. 7 und 8 *od*) ist ein plattgedrückter, auffallend enger, in ganzer Länge gleich weiter Kanal. Seine innere Mündung in die sekundäre Leibeshöhle, ein längs gerichteter, langer Spalt (Fig. 7 und 8 *or.od*), liegt etwas links von der Medianebene zwischen dem Hinterende des Eingeweidesackes und den Hinterenden der Nidamentaldrüsen. Verfolgen wir den Weg, den der Eileiter einschlägt, so konstatieren wir zunächst, daß er im Gegensatz zum Oviduct von *Sepia* mehrere dicht aneinander gedrängte Schlangenwindungen bildet. Die Schlängelung bewegt sich medianwärts, legt ihre Windungen annähernd parallel der Hauptachse des Körpers und schließt mit einem lateralwärts gewendeten Endstück ab, das in die Eileiterdrüse mündet. Die einzelnen Windungen, deren wir drei zählen, sind sowohl unter sich, als auch in ihren Schenkeln verschieden groß.

Bei dieser Unregelmäßigkeit, die der Verlauf des Oviductes zeigt, ist es äußerst bemerkenswert, daß er bei allen Exemplaren von *Loligo vulgaris* völlig übereinstimmt, also typisch ist. Der Grund hierfür liegt wahrscheinlich in den nahen phylogenetischen Beziehungen der *Loligo vulgaris* zu einer *Illex*-ähnlichen Form, worauf aber erst später eingegangen werden soll.

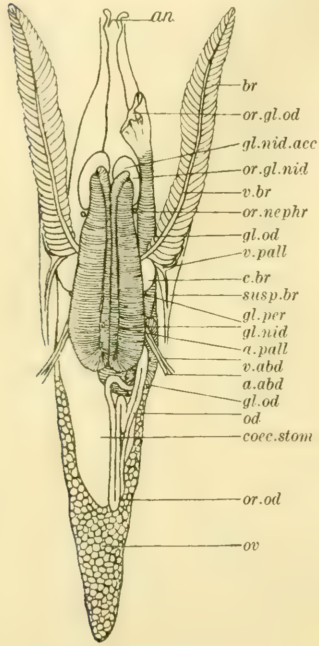


Fig. 7.

Situs des weiblichen Geschlechtsapparates von *Loligo vulgaris*. Ventralansicht. 0,75 : 1. *an*, After; *a.abd*, Abdominalarterie; *a.pall*, Mantelarterie; *br*, Kieme; *c.br*, Kiemenherz; *coec.stom*, Magenblindsack; *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *gl.nid.acc*, accessorische Nidamentaldrüse; *gl.od*, Eileiterdrüse; *gl.per*, Pericardialdrüse; *od*, Eileiter; *or.nephr*, Nierenmündung; *or.gl.nid*, Mündung der Nidamentaldrüse; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *or.od*, Mündung des Eileiters in das Cölom; *ov*, Ovarium; *susp.br*, Kiemenband; *v.abd*, Abdominalvene; *v.br*, Kiemenvene; *v.pall*, Mantelvene.

Der gesamte Windungskomplex liegt hinter den Nidamentaldrüsen zwischen den Wänden der Mantelhöhle und der sekundären Leibeshöhle und überdeckt zum Teil den gewaltig entwickelten Magenblindsack. Damit steht im Zusammenhange, daß Kiemengefäße, Mantel- und Abdominalvene nicht über ihn hinziehen. Die Mündung des Oviductes in die Eileiterdrüse, die übrigens von der ersten Oviductwindung völlig überdeckt wird, liegt in gleicher Transversalebene wie der Hinterrand der Nidamentaldrüsen, hat also keine nähere Beziehung zur Kiemenwurzel.

Die Eileiterdrüse (Fig. 7 *gl.od* und Fig. 8) hat die Form einer langhalsigen, relativ engen, nur hinten bauchig erweiterten Flasche und zeichnet sich vor den Eileiterdrüsen der übrigen Myopsiden durch ihre außerordentliche Größe aus. Während die Eileiterdrüse bei *Sepia elegans* nur $^1/_6$ der Länge des Eingeweidesackes mißt, ist sie bei *Loligo* nahezu halb so lang als dieser. Ihre größte Breite erreicht zudem fast die Hälfte der mittleren Breite des Eingeweidesackes.

Die Folge dieser enormen Entwicklung ist, daß auch ihre Lage wesentlich von der Lage der Eileiterdrüse bei *Sepia* abweicht. Ihr Hinterende liegt dicht hinter dem Hinterrande der linken Nidamentaldrüse, ihr Vorderende in der Mitte zwischen After und Nierenmündung, während sich letzteres bei

Sepia in der Mitte zwischen Kiemenbasis und Nierenmündung findet. Ventral und lateral schmiegt sie sich der Mantelhöhlenwand dicht an, wird aber in ihrer hinteren Hälfte zum Teil von den Nidamentaldrüsen und in ihrer Mitte von dem linken Kiemenherzen überdeckt. Medial grenzt sie an den linken Nierensack, die linke Nidamentaldrüse und die linke accessorische Nidamentaldrüse, dorsal an das Cölom, den linken Nierensack, die Leber und den Tintenbeutel, auf dem auch ihre Mündung liegt.

Von besonderem Interesse ist die Beziehung der Eileiterdrüse zur Kiemenbasis. Das Kiemenband (Fig. 7 *susp.br*) reicht bei *Loligo vulgaris* weit nach hinten und ragt hier mit freiem Rande in die Mantelhöhle vor, so daß eine Sonde zwischen ihm und dem Eingeweidesacke hindurchgeführt werden kann. Es ergibt sich daraus, daß eine Kiemenwurzeltasche wie bei *Sepia* nicht entwickelt ist, der Leitungsweg vielmehr an der Kiemenbasis einen völlig freien Durchgang passiert.

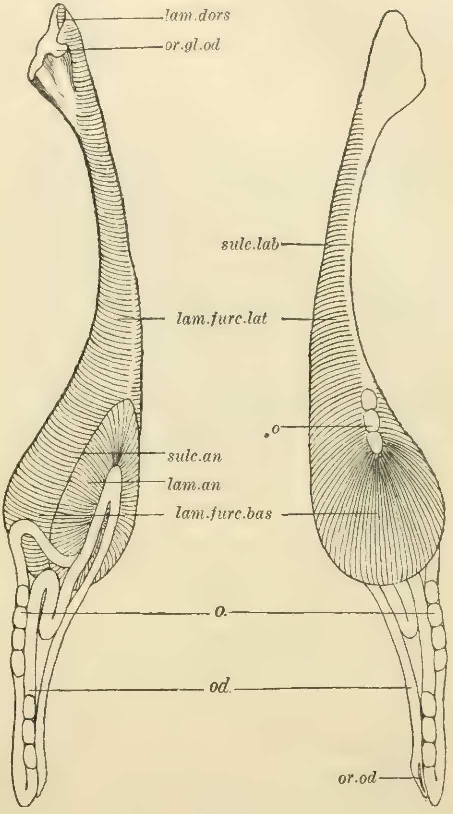


Fig. 8.

Leitungsweg von *Loligo vulgaris*. *a*, Ventral-, *b*, Dorsalansicht. 1,5 : 1. *lam.an*, Ringsystem; *lam.dors*, Dorsalreihe des Gabelsystems; *lam.furc.bas*, Basis des Gabelsystems; *lam.furc.lat*, Schenkel des Gabelsystems; *o*, Ei; *od*, Eileiter; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *or.od*, Mündung des Eileiters in das Cölom, *sulc.an*, Ringfurche, *sulc.lab*, Gleitrinne.

Der Bau der Eileiterdrüse stimmt in seinen Grundzügen mit dem der *Sepia*-Eileiterdrüse überein, zeigt aber im einzelnen mannigfache Abweichungen. Wie bei *Sepia* stülpt das Vorderende des Oviductes die Wand der Drüse in Form eines Zapfens vor. Wie dort läßt sich ein Ringsystem und ein Gabelsystem unterscheiden, die beide durch eine ringförmige Einschnürung gegeneinander abgegrenzt sind. Da aber die Ringfurche bei weitem nicht so tief einschneidet, so setzen sich beide Systeme äußerlich nicht scharf voneinander ab, und die Drüse zeigt infolgedessen einen viel einheitlicheren Bau. Bei näherem Zusehen läßt sich erkennen, daß das Ringsystem bedeutend schwächer entwickelt ist als das Gabelsystem und sich außerdem nicht wie bei *Sepia* hinten, sondern ventral an dieses anschließt. Ferner sind die Drüsenblätter relativ dünner und dementsprechend zahlreicher.

Eine abweichende Bildung zeigt auch die Mündung der Eileiterdrüse in die Mantelhöhle (Fig. 8 *or.gl.od*). Die Drüse erweitert sich vorn zu einem geräumigen, medianwärts gewendeten Endabschnitt, der eine Aussackung des medialen Grenzstreifens zwischen den beiden Lamellenreihen des Gabelsystems darstellt. Nach vorn zu wird die Erweiterung immer größer und schiebt sich hier auch dorsal unter die Dorsalreihe des Gabelsystems, so daß diese nicht mehr an einer einfachen Wand, sondern an einer Duplikatur entspringt.

Aus der Lage der Eileiterdrüse ergibt sich bereits, daß die Kiemengefäße und die Mantelvene etwa in der Mitte des Gabelsystems ventral über sie hinziehen. Das Ringsystem und die Gabelbasis überkreuzen außerdem die linke Vena abdominalis und die dicht neben ihr hinziehende Arteria abdominalis (Fig. 7). Außer den Beziehungen dieser Gefäße zur Eileiterdrüse ließ sich auch die Arterie nachweisen, welche die Drüse versorgt. Sie entspringt mit der Arterie der Nidamentaldrüsen aus einem gemeinsamen Stamme, der sich von der Aorta posterior kurz vor ihrer Gabelung in die Abdominalarterien und die Pallialarterie abzweigt. Indem sie neben der linken Arteria abdominalis hinzieht, gelangt sie an die Ventralseite des Gabelsystems und tritt hier in die Drüse ein.

Das Drüsenepithel der Eileiterdrüse (Fig. 9) ist wesentlich einfacher gestaltet als bei *Sepia*. Die Lamellen werden nur von einem einfachen Septum durchsetzt, dem die Secret- und Zwischenzellen aufsitzen. An den Drüsenzellen ließ sich eine ähnliche Erscheinung beobachten, wie sie MEYER am Epithel der unpaaren Drüse des männlichen Geschlechtsapparates von *Opisthoteuthis depressa* feststellte (1906, S. 235, Taf. XIV, Fig. 16). Die ganz wie bei *Sepia* auftretenden Secrettröpfchen werden durch eine Schicht dichten Plasmas in eine basale und periphere Secretmasse geschieden. Da die Secretzellen, die nahe am freien Rande der Lamellen liegen und sich auf einem früheren Stadium der Secretion befinden, zunächst ihr gesamtes Plasma in Secrettropfen umgewandelt haben, so wird vielleicht mit fortschreitender Abstoßung des Secrets vom Kern her neues Plasma regeneriert und peripherwärts nachgeschoben. Wandelt sich dann auch dieses Plasma in Secret um, so bleibt ein Teil von ihm als Grenzschicht zwischen alter und neuer Secretmasse übrig. Die Flimmerzellen degenerieren wie bei *Sepia*. In einem vorgerückten Secretstadium wie dem oben beschriebenen sind sie bis auf einzelne verstreute Trümmer gänzlich geschwunden.

Ein glücklicher Zufall ermöglichte es, auch den Weg der Eier innerhalb der Eileiterdrüse festzustellen. Sie passieren den Zapfen in einer einzigen Reihe und gleiten nach ihrem Eintritt in die Drüse direkt in das Centrum der Gabelbasis. Von hier aus bewegen sie sich in einer Rinne weiter, die an der Innenseite der Drüse zwischen den beiden Lamellenreihen ausgesackt ist und vorn in die Enderweiterung der Eileiterdrüse übergeht (Fig. 8 *sulc.lab*). Auf diese Weise kommen die Eier mit den Lamellen selbst in keine direkte Berührung und können deren Funktion nicht wesentlich beeinträchtigen. Da sich die rinnenförmige Aussackung nur bei solchen Exemplaren fand, die zur Zeit der Eiablage konserviert waren, so ist diese Bildung offenbar das Produkt rein mechanischer Ausweitung durch die vordringenden Eier. Richtung gebend bei diesem Wege an der Innenseite der Eileiterdrüse ist der einwärts gewendete Zapfen, der demnach nicht allein morphologische, sondern auch physiologische Bedeutung hat.

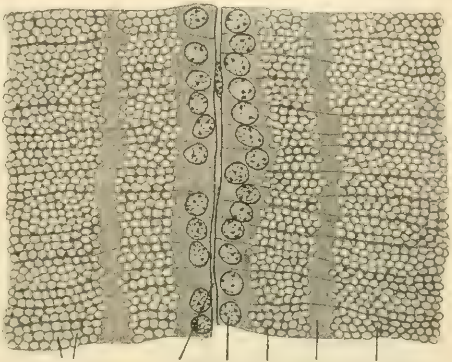


Fig. 9.

Querschnitt durch eine Lamelle der Eileiterdrüse von *Loligo vulgaris*. 420 : 1. *gu.secr*, Secrettropfen; *nucl.c.secr*, Kern einer Secretzelle; *plas.int*, protoplasmatische Zwischenschicht; *secr.bas*, basale Secretmasse; *secr.periph*, periphere Secretmasse; *sept.bas*, Basalseptum.

Es wurde schon darauf hingewiesen, daß der Leitungsweg von *Loligo vulgaris* von Needham entdeckt, aber falsch beschrieben wurde. Cuvier berichtete über ihn: »L'oviductus du calmar commun est plus long que celui des autres, et fait deux circonvolutions« (1805, S. 171). Owen bestätigte dies und fügte hinzu: ». . . its terminal gland is relatively larger and longer (than in the *Sepia*)« (1835, S. 558). Erst Brock gab eine ausführliche Darstellung dieses Leitungsweges (1879, S. 90/92). Seine Angaben sind richtig und brauchten daher nur ergänzt zu werden. Dies betraf hauptsächlich die unter allen Myopsiden einzig dastehende Lage der Eileiterdrüsenmündung, die Beziehungen des Leitungsweges zum Kiemenbande und zu den Gefäßen, die Art, wie die charakteristische Mündung der Eileiterdrüse zustande kommt, und den Weg der Eier in der Drüse. Nicht beachtet hat Brock aber vor allem die wichtige Tatsache, daß der unregelmäßige Verlauf des Oviductes typisch ist.

Loligo marmorae Verany.

Sowohl Oviduct als auch Eileiterdrüse dieser Form zeigen einige äußerst charakteristische Unterschiede gegen den eben beschriebenen Bau. Der Eileiter (Fig. 10 und 11 *od*) ist zwar ebenfalls geschlängelt, weist aber nur eine einzige scharf ausgeprägte Windung auf. Diese bildet den distalen Abschnitt des Oviductes, liegt quer zur Längsachse des Körpers, reicht bis zum Hinterende der rechten Nidamentaldrüse und wird zum Teil von beiden Nidamentaldrüsen überdeckt. Der proximale Abschnitt dagegen verläuft gestreckt und biegt nur an seinem Hinterende ein wenig medianwärts um. Das Wesentliche dabei ist die deutlich hervortretende Reduktion der Windungen und die dadurch bedingte Vereinfachung des Verlaufes, die den Oviduct dieser Form denjenigen der Myopsiden *Sepia, Sepiola* und *Rossia* nähert.

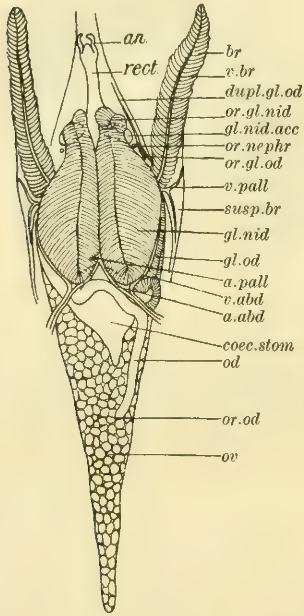


Fig. 10.

Situs des weiblichen Geschlechtsapparates von *Loligo marmorae*. Ventralansicht. 1,5 : 1. *an*, After; *a abd*, Abdominalarterie; *a.pall*, Mantelarterie; *br*, Kieme; *coec.stom*, Magenblindsack; *dupl.gl.od*, Duplikatur der Eileiterdrüse; *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *gl.nid.acc*, accessorische Nidamentaldrüse; *gl.od*, Eileiterdrüse; *od*, Eileiter; *or.nephr*, Nierenmündung; *or.gl.nid*, Mündung der Nidamentaldrüse; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *or.od*, Mündung des Eileiters in das Cölom; *ov*, Ovarium; *rect*, Rectum; *susp.br*, Kiemenband; *v.abd*, Abdominalvene; *v.br*, Kiemenvene; *v.pall*, Mantelvene.

Bemerkenswert ist weiter, daß im Gegensatz zu *Loligo vulgaris* die Vena abdominalis und die Arteria abdominalis über ihn hinziehen (Fig. 10 *v.abd* und *a.abd*). Sie verlaufen gemeinsam zwischen den beiden Schenkeln der Schlangenwindung und trennen sich am Hinterende der linken Nidamentaldrüse, indem sie dabei den Weg des Oviductes schneiden. Außerdem liegt auch die korrespondierende rechte Abdominalarterie über dem vorderen Schenkel der Schlangenwindung.

Die Eileiterdrüse (Fig. 10 *gl.od.* und Fig. 11) ist wesentlich gedrungener gebaut als die von *Loligo vulgaris*, ihr Hinterabschnitt bauchiger, ihr Vorderabschnitt kürzer als bei dieser Form. Damit steht im Zusammenhange, daß ihre Mündung ein sehr beträchtliches Stück weiter hinten liegt. Sie findet sich dicht vor der Kiemenwurzel (Fig. 10 *or.gl.od*), eine Lage, die wir bereits bei *Sepia* konstatierten. Auch die Mündung selbst zeigt eine andre Bildung als bei *Loligo vulgaris*. Sie stellt einen einfachen, auffallend langen Längsspalt dar, der nur von einer lateralen Falte zum Teil überdeckt wird, im übrigen aber nichts von der Enderweiterung aufweist, die für die Ausgangsform charakteristisch ist. Von besonderem Interesse aber ist der Umstand, daß sich das Vorderende der Eileiterdrüse kopfwärts in eine Duplikatur fortsetzt, die ungefähr dort, wo bei *Loligo vulgaris* die Mündung liegt, im Epithel des Eingeweidesackes verstreicht. Da außerdem die Mündung nach vorn zu in einen äußerst feinen Schlitz ausläuft, so ist es mindestens wahrscheinlich, daß wir in der erwähnten Falte den reduzierten vorderen Abschnitt der Eileiterdrüse vor uns haben.

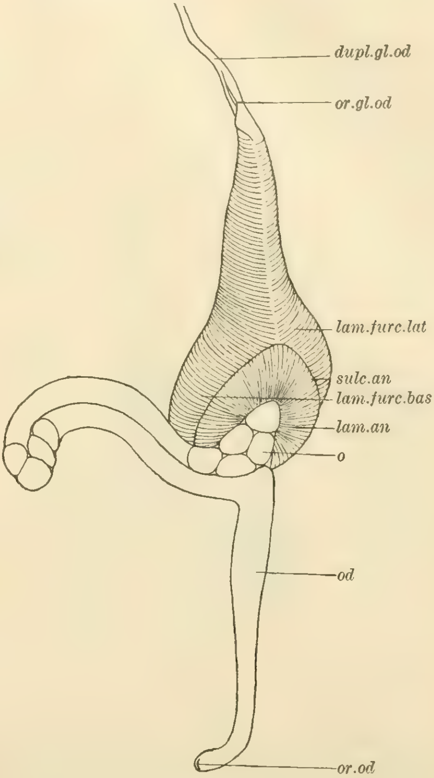


Fig. 11.

Leitungsweg von *Loligo marmorae*. Ventralansicht. 3,75 : 1. *dupl.gl.od*, Duplikatur der Eileiterdrüse; *lam.an*, Ringsystem; *lam.furc.bas*, Basis des Gabelsystems; *lam.furc.lat*, Schenkel des Gabelsystems; *o*, Ei; *od*, Eileiter; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *or.od*, Mündung des Eileiters in das Cölom; *sulc.an*, Ringfurche.

Wie durch die gedrungene Form, so nähert sich die Eileiterdrüse auch dadurch den übrigen Myopsiden, daß ihr Ringsystem nicht mehr rein ventral vom Gabelsystem, sondern zugleich auch hinter ihm liegt.

Die histologischen Strukturen sind ganz dieselben wie bei *Loligo vulgaris*.

Dasselbe gilt vom Weg der Eier. Es fand sich auch hier eine Aussackung an der Innenseite des Gabelsystems vor, in der die Eier die Drüse passierten.

Beschrieben wurde der Leitungsweg von *Loligo marmorae* noch nicht.

Rossia macrosoma d. Ch.

Während wir bei *Loligo* nach Öffnung der Mantelhöhle den gesamten Leitungsweg übersehen können und bei *Sepia* wenigstens den größten Teil der Eileiterdrüse wahrnehmen, so läßt die Wand des Eingeweidesackes bei *Rossia* nur das äußerste Vorderende der Eileiterdrüse erkennen. Nach Entfernung der auffallend dicken Körperdecke stellt sich heraus, daß *Rossia* einen relativ schwach entwickelten Leitungsweg besitzt (Fig. 12). In seinem ganzen Habitus, vor allem auch in dem Größenverhältnis des Eileiters zur Eileiterdrüse, zeigt er Ähnlichkeit mit dem Leitungsweg von *Sepia.* Dagegen ergibt sich als sehr wesentlicher Unterschied gegen *Sepia* und auch *Loligo,* daß der Leitungsweg in ganzer Ausdehnung ventral liegt.

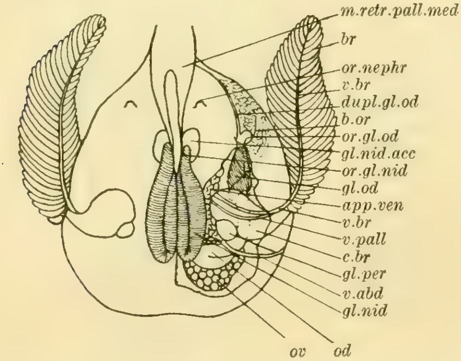


Fig. 12.

Situs des weiblichen Geschlechtsapparates von *Rossia macrosoma.* Der Eingeweidesack ist links geöffnet. Ventralansicht. 1,5 : 1. *app.ven,* Venenanhänge; *br,* Kieme; *b.or,* taschenförmige Einsenkung des Mündungsfeldes; *c.br,* Kiemenherz; *dupl.gl.od,* Duplikatur der Eileiterdrüse; *gl.nid,* Nidamentaldrüse; *gl.nid.acc,* accessorische Nidamentaldrüse; *gl.od,* Eileiterdrüse; *gl.per,* Pericardialdrüse; *m.retr.pall.med,* Retractor pallii medianus; *od,* Eileiter; *or.nephr,* Nierenmündung; *or.gl.nid,* Mündung der Nidamentaldrüse; *or.gl.od,* Mündung der Eileiterdrüse; *ov,* Ovarium; *v.abd,* Abdominalvene; *v.br,* Kiemenvene; *v.pall,* Mantelvene.

Der Oviduct (Fig. 12 und 13 *od*) ist gleich weit. Er beginnt hinten mit einer kurzen, medianwärts gewendeten Schleife und beschreibt einen leicht gekrümmten Bogen. In seiner proximalen Hälfte verläuft er zwischen Cölom- und Mantelhöhlenwand, in seiner distalen Hälfte in der dorsalen Wand der Cölomkammer für das Kiemenherz. Seine Mündung in das Cölom (Fig. 13 *or.od*), eine nach vorn gekehrte, runde Öffnung mit kerbig eingeschnittenem Rande findet sich links vom Hinterende der linken Nidamentaldrüse. Von da wendet sich der Eileiter in kurzem Bogen zur Dorsalseite der linken Nidamentaldrüse, biegt hier scharf lateralwärts um und zieht im Bogen ventral über seinen

Endabschnitt zur Dorsalseite des linken Kiemenherzens, um an dessen Vorderrande in die Eileiterdrüse zu münden. Dabei wird er in seinem hinteren Drittel von der Vena abdominalis, in seinem vorderen Drittel von der Vena pallialis und Vena branchialis ventral überkreuzt.

Die Eileiterdrüse (Fig. 13), deren Hinterhälfte in derselben Cölomwand wie der distale Oviductabschnitt, deren Vorderhälfte dagegen zwischen den Wänden der Mantelhöhle und des Cöloms liegt, hat die Form einer länglichen, nach hinten zu allmählich erweiterten Flasche. Ihre Gliederung ist scharf ausgeprägt und läßt ein schwach entwickeltes Ringsystem und ein stark ausgebildetes Gabelsystem erkennen, die ganz ähnlich zueinander liegen wie bei *Sepia*. Auch die Gruppierung der Lamellen in beiden Systemen ist im wesentlichen dieselbe wie bei *Sepia*, insbesondere ordnen sich auch hier die Ringlamellen um einen gut entwickelten Zapfen. Dagegen sind die Lamellen der Gabelschenkel auf der Ventralseite der Drüse an einer Längsleiste befestigt, die beide Reihen scharf begrenzt (Fig. 14 *reg.ventr*). Auf der Dorsalseite ist zwischen diesen Reihen eine Rinne ausgebildet (Fig. 14 *sulc.lab.*), die offenbar

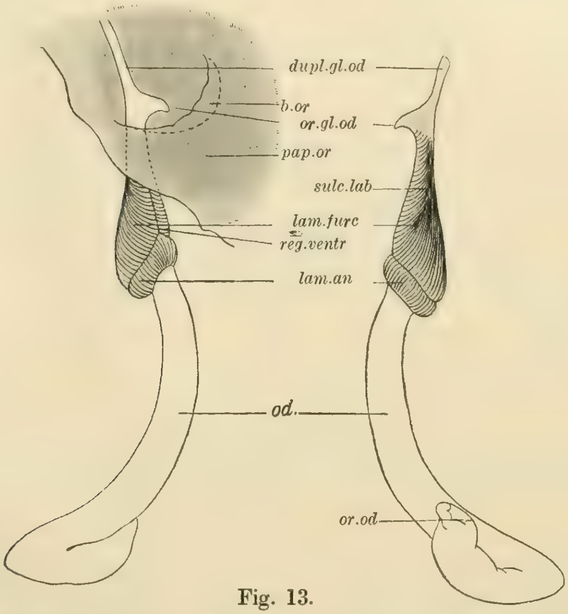


Fig. 13.

Leitungsweg von *Rossia macrosoma*. *a*, Ventral-, *b*, Dorsalansicht. 5,25 : 1. *b.or*, taschenförmige Einsenkung des Mündungsfeldes; *dupl.gl.od*, Duplikatur der Eileiterdrüse; *lam.an*, Ringsystem; *lam.furc*, Gabelsystem; *od*, Eileiter; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *or.od*, Mündung des Eileiters in das Cölom; *pap.or*, Papille des Mündungsfeldes; *reg.ventr*, ventrale Längsleiste; *sulc.lab*, Gleitrinne.

die Gleitbahn für die Eier darstellt. Sie erstreckt sich von dem Centrum der Gabelbasis bis zur Mündung der Eileiterdrüse und setzt sich nach vorn zu durch zwei leistenartige Vorsprünge immer schärfer von den Lamellenreihen ab (Fig. 14). Auf ihrer Wand erheben sich eine Anzahl Längsfalten, die Fortsetzungen der Lamellen des Distalsystems darstellen und wahrscheinlich beim Durchtritt der Eier verstreichen.

Bemerkenswert ist die Mündung der Eileiterdrüse. Sie findet sich als lateral gerichteter Spalt schräg hinter der Mündung der linken Niere. An das Vorderende der Drüse, das sich frei über den Eingeweidesack erhebt, schließt sich ähnlich wie bei *Loligo marmorae* eine Duplikatur an, die im Bogen zum Retractor pallii medianus zieht. Weiter zeigt auch das Mündungsfeld eine besondere Differenzierung (Fig. 13). Einesteils erhebt sich die Körperhaut im Umkreise der Mündung, besonders aber links von der Duplikatur zu zahlreichen unregelmäßig geformten, dicht gedrängten Papillen, anderenteils ist dicht hinter der Mündung eine seichte, taschenförmige Einsenkung der Körperhaut entwickelt, die sich mit sichelförmig geschwungenem Rande schräg nach vorn öffnet. Nach Beobachtungen von Maehrenthals und Racovitzas dient dieses eigenartige Mündungsfeld zur Anheftung der Spermatophoren.

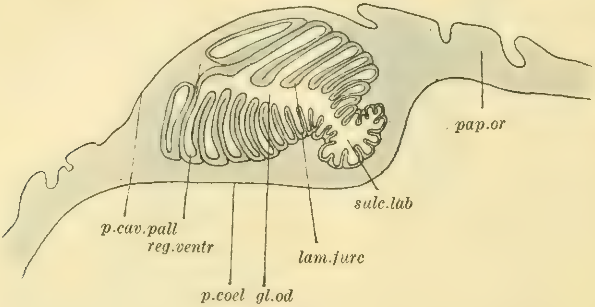


Fig. 14.

Querschnitt durch den distalen Abschnitt der Eileiterdrüse von *Rossia macrosoma*. 26,25 : 1. *gl.od*, Eileiterdrüse; *lam.furc*, Gabelsystem; *pap.or*, Papille des Mündungsfeldes; *p.cav.pall*, Wand der Mantelhöhle; *p.coel*, Wand des Cöloms; *reg.ventr*, ventrale Längsleiste; *sulc.lab*, Gleitrinne.

Da die untersuchten Rossien noch nicht die volle Geschlechtsreife erlangt hatten, so konnte über den histologischen Bau der Drüsenlamellen nichts Typisches festgestellt werden. Es ließ sich lediglich eine basale und eine periphere Schicht dicht gedrängter Kerne unterscheiden, von denen die ersteren wohl zu Drüsenzellen, die letzteren zu Zwischenzellen gehörten. Cilien waren nicht vorhanden, aber wohl erst durch die Konservierung verloren gegangen. Die Bindegewebssepten sind in diesem Zustande wie bei *Loligo* einfach.

Das Mündungsfeld trägt ein einfaches, mit einer Cuticula versehenes, niedriges Cylinderepithel, in dem sich sehr große, flaschenförmige Schleimzellen finden. Das subepitheliale Bindegewebe bildet eine sehr dicke Schicht dicht verfilzter Fibrillen, deren Bildungszellen zu Zellnestern und Zellsepten vereinigt sind.

Die einzige ausführliche Darstellung und zugleich die einzige Abbildung des Leitungsweges von *Rossia* verdanken wir Owen (Cyclopaedia 1835, S. 557, Fig. 239). Zwar geht er auf den charakteristischen Verlauf des Leitungsweges nicht näher ein und gibt nur die Lage der Mündung an, aber seine Abbildung beweist, daß er ihn im wesentlichen bereits richtig erkannt hat. Die Eileiterdrüse ist nach seinen Ausführungen lediglich »composed of two lateral semioval groups of transverse glandular lamellae«; dagegen berichtet er treffend: »And a deep but narrow groove, which is probably dilated during the passage of the ova, was continued between the two groups of lamellae to the termination of the oviduct«.

Brock, der den Leitungsweg in seiner Untersuchung »Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden« (1882, S. 549) beschreibt, beschränkt sich ausnahmsweise auf Nebensachen. Daß sich der Oviduct nicht schlängelt, seine Mündung ein Längsschlitz ist, und der »letzte Abschnitt des Eileiters« frei über die Oberfläche des Eingeweidesackes vorragt, ist alles, was er über ihn berichtet.

Racovitza schließlich befaßte sich ausschließlich mit dem Mündungsfelde des Oviductes. Während sich v. Maehrenthal in einer mündlichen Mitteilung an Korschelt darauf beschränkte, das Vorhandensein eines besonderen Mündungsfeldes zu konstatieren (Korschelt und Heider, Lehrbuch, spezieller Teil 1893, S. 1096), finden wir in Racovitzas »Notes de biologie III« (1894) diese charakteristische Bildung eingehend und exakt beschrieben und abgebildet (S. 531/32, Textfig. 6). Racovitza findet an Stelle der von mir beschriebenen papillenförmigen Erhebungen zahlreiche Falten ausgebildet, weist aber darauf hin, daß bei noch nicht ganz reifen Tieren auch Papillen auftreten. Die sichelförmige Einsenkung an der Mündung des Oviductes ist ihm ebenfalls bekannt. Da sie aber unter den zahlreichen Falten nicht besonders hervortritt, so gibt er nur an: »Le pli qui est le plus rapproché de l'orifice est le plus profond de tous«. Am wertvollsten ist jedoch sein Nachweis, daß dieses Mündungsfeld zur Anheftung der Spermatophoren dient.

Sepiola Rondeletii Leach.

Der Leitungsweg von *Sepiola Rondeletii* ist in vieler Beziehung merkwürdig. Vor allem aber ist hervorzuheben, daß lateral von ihm eine mächtige Tasche entwickelt ist, die zur Aufnahme der Spermatophoren dient (Fig. 15 *rec.sem*). Weiter liegt er noch tiefer im Eingeweidesack als bei *Rossia* und besitzt außerdem eine äußerst feine, schlitzartige Mündung in die Mantelhöhle, so daß es oft selbst bei genauer Betrachtung nicht gelingt, von außen her irgend etwas von ihm wahrzunehmen. Er ist gut entwickelt und seiner Gliederung nach dadurch charakterisiert, daß der Eileiter ebenso lang ist wie die Eileiterdrüse, ein Verhältnis, das uns bis jetzt noch nicht entgegengetreten ist. Wie bei *Rossia* liegt er ausschließlich ventral.

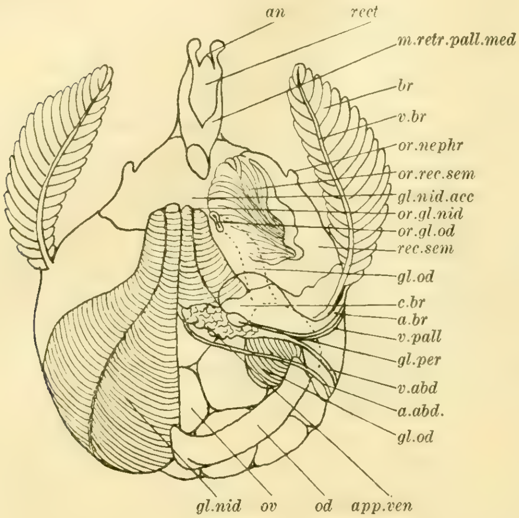


Fig. 15.

Situs des weiblichen Geschlechtsapparats von *Sepiola Rondeletii*. Die linke Nidamentaldrüse ist zum größten Teile wegpräpariert. Ventralansicht. 5 : 1. *an*, After; *a.abd*, Abdominalarterie; *a.br*, Kiemenarterie; *app.ven*, Venenanhänge; *br*, Kieme; *c.br*, Kiemenherz; *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *gl.nid.acc*, accessorische Nidamentaldrüse; *gl.od*, Eileiterdrüse; *gl.per*, Pericardialdrüse; *m.retr.pall.med*, Retractor pallii medianus; *od*, Eileiter; *or.gl.nid*, Mündung der Nidamentaldrüse; *or,gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *or.nephr*, Nierenmündung; *or.rec.sem*, Mündung der Spermatophorentasche; *ov*, Ovarium; *rect*, Rektum; *rec.sem*, Spermatophorentasche; *v.abd*, Abdominalvene; *v.br*, Kiemenvene; *v.pall*, Mantelvene.

Der Oviduct (Fig. 15 und 16 *od*) repräsentiert einen kurzen, nur wenig gebogenen, gleich weiten Gang, der an seinem Hinterende eine kurze, medianwärts gerichtete Schleife beschreibt. Er verläuft im wesentlichen zwischen der Wand des Cöloms und der dorsalen Wand der linken Nidamentaldrüse. Seine Mündung in die sekundäre Leibeshöhle, eine runde Öffnung, liegt nahe der Medianebene in dem Zwickel, der von den divergierenden Hinterrändern der beiden Nidamentaldrüsen gebildet wird. Der Weg des Eileiters führt zunächst zur rechten Nidamentaldrüse, biegt hier um und verläuft weiter quer über die Dorsalseite der linken Nidamentaldrüse, an deren lateralem Rande er schließlich in die Eileiterdrüse mündet. Kurz bevor er in diese eintritt, zieht die linke Abdominalarterie ventral über ihn hin, das einzige größere Gefäß, das seinen Weg kreuzt.

Die Eileiterdrüse (Fig. 15 *gl.od* und Fig. 16) weicht in ihrer Form von den bisher beschriebenen Eileiterdrüsen wesentlich ab. Sie gleicht annähernd einer Kugelflasche mit langem, scharf abgesetztem Halse. Die Längsachse dieser Flasche steht senkrecht zur Richtung des Oviductes, ist also schräg nach vorn gerichtet. Während die Eileiterdrüsen von *Sepia*, *Loligo* und *Rossia* mehr oder weniger dicht an die Wand der Mantelhöhle grenzen, ist die von *Sepiola* in ganzer Ausdehnung von andern Organen bedeckt. Sie liegt dorsal von der linken Nidamentaldrüse und dem linken Kiemenherzen, ja es schiebt sich sogar der linke Nierensack und die Spermatophorentasche zwischen sie und die Mantelhöhlenwand ein. Ihre Mündung in die Mantelhöhle liegt dicht neben der Mündung der linken Nidamentaldrüse und wird durch einen kurzen, engen, von zwei schmalen Lippen begrenzten Spalt gebildet.

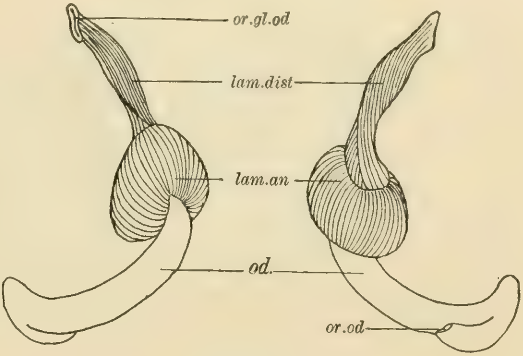


Fig. 16.

Leitungsweg von *Sepiola Rondeletii*. *a*, Ventral-, *b*, Dorsalansicht. 5,25 : 1. *lam.an*, Ringsystem; *lam.dist*, Distalsystem; *od*, Eileiter; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *or.od*, Mündung des Eileiters in das Cölom.

Im Bau der Drüse lassen sich ohne weiteres die bei allen Formen konstatierten Abschnitte erkennen. Der proximale Abschnitt (Fig. 16 *lam.an*) wird durch einen Ring dicker Lamellen gebildet, die sich mit ihrem Innenrande in ganzer Ausdehnung an einem weit vorspringenden, aber dünnwandigen Zapfen befestigen (Fig. 17 *con*). Besondere Beachtung verdient der distale Abschnitt (Fig. 16 *lam.dist*), der in seinem Bau wesentlich von den Formen abweicht, die wir bisher kennen lernten. Er ist auffallend schwach entwickelt. Sein Längenverhältnis zum proximalen Abschnitt ist zwar annähernd dasselbe wie bei *Sepia*, aber seine Breite beträgt nur $^{1}/_{4}$ von der des Ringsystems. Deutlicher noch prägt sich dies im inneren Baue aus. An Stelle eines Gabelsystems finden wir eine große Anzahl längs gestellter Lamellen vor. Genau längs gerichtet sind diese zwar nicht, sie verlaufen vielmehr schwach schraubig gedreht, doch ist dies wahrscheinlich eine sekundäre Erscheinung. Es scheint, als ob die gewaltig entwickelte Spermatophorentasche den schmiegsamen Vorderabschnitt der Eileiterdrüse nach der Mediane drängt und ihn dabei zu einem großen Teil um seine Längsachse dreht.

Entsprechend der schwachen Entwicklung des ganzen Abschnittes sind die Lamellen sehr niedrig und dünn und kommen daher gegenüber den Lamellen des Ringsystems für die Funktion der Eihüllenbildung nicht wesentlich in Betracht. Offenbar stellen sie die Reste eines ursprünglich vorhandenen Gabelsystems dar, das in der Phylogenie infolge des periodisch wiederkehrenden, störenden Einflusses der durchtretenden Eier mehr und mehr reduziert wurde. Daß sich die Erscheinung auf *Sepiola* beschränkt, ist wohl auf die enorme Größe der Eier dieser Form zurückzuführen.

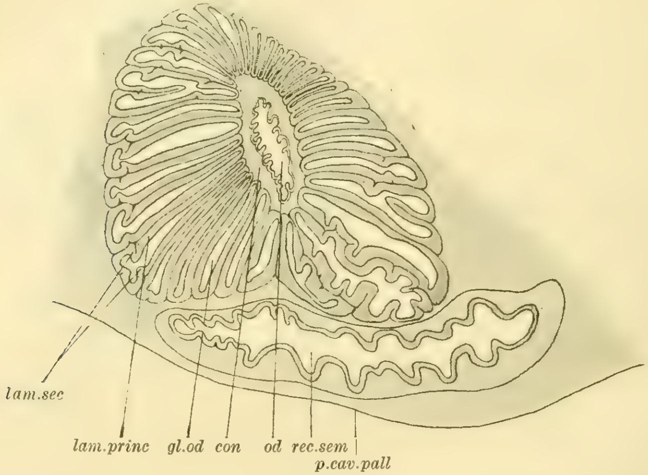


Fig. 17.

Querschnitt durch den proximalen Abschnitt der Eileiterdrüse von *Sepiola Rondeletii*. 13,5 : 1. *con*, Zapfen; *gl.od*, Eileiterdrüse; *lam.princ*, Hauptlamelle; *lam.sec*, Nebenlamelle; *od*, Eileiter; *p.cav,pall.* Wand der Mantelhöhle; *rec.sem*, Spermatophorentasche.

Von den größeren Gefäßen ziehen die Venae abdominalis, pallialis und branchialis ventral über den proximalen Drüsenabschnitt hin (Fig. 15).

An den Drüsenlamellen fällt vor allem auf, daß sie nicht wie bei *Sepia*, *Loligo* und *Rossia* durchgängig einfach sind, sondern daß eine Anzahl von ihnen aus einer Hauptlamelle und mehreren Nebenlamellen besteht (Fig. 17 *lam.sec*). Bemerkenswert ist, daß die Nebenlamellen benachbarter Hauptlamellen aufeinander zustreben. Im übrigen gleicht ihr Epithel dem Lamellenepithel von *Loligo*, nur sind die Zellen relativ länger. Die in Secretion befindlichen Zellen waren ganz mit Vacuolen durchsetzt, protoplasmatische Zwischenschichten nicht vorhanden.

Die erwähnte Spermatophorentasche liegt lateral, zum Teil auch ventral von der Eileiterdrüse, erstreckt sich hinten, wo sie enger wird, bis an deren Hinterende und öffnet sich vorn mit weiter Mündung in die Mantelhöhle (Fig. 15 *rec.sem*). Diese Mündung reicht vom Vorderrande der accessorischen Nidamentaldrüse bis in die Nähe des Kiemenherzens, ist medianwärts gewendet und zeichnet sich durch zahlreiche, wulstige Falten aus, die am medialen Rande der Tasche meist die Mündung des Oviductes verdecken und sich zum Teil bis zum Grunde der Tasche erstrecken. Sämtliche Gefäße, welche die Eileiterdrüse überkreuzen, dazu noch die Arteria branchialis, ziehen auch an der Ventralseite der Spermatophorentasche hin.

Die Wand der Spermatophorentasche wird durch ein hohes, einschichtiges Cylinderepithel gebildet. Die fast stäbchenförmigen Zellen laufen an ihrer Basis in dünne Fortsätze aus, die sich zu einer Basalmembran verflechten. Außerdem sind zahlreiche Schleimzellen vorhanden. An das Epithel schließt sich eine dicke Schicht dichten fibrillären Bindegewebes an.

Obgleich der Leitungsweg von *Sepiola* unter allen Leitungswegen der Myopsiden die meiste Beachtung gefunden hat, wurde er doch bisher stets falsch beschrieben, eine Tatsache, die sich aus der Kleinheit und versteckten Lage seiner Mündung und der schwachen Entwicklung des distalen Abschnittes der Eileiterdrüse erklärt. Grant fand ihn überhaupt nicht und stellte sogar die Nidamentaldrüsen als Eileiterdrüsen hin (1835, S. 84, Taf. XI, Fig. 10). Owen berichtigte zwar bei der Besprechung der Nidamentaldrüsen von *Sepiola* diesen Irrtum (Cyclopaedia 1835, S. 558), verzichtete aber auf eine nähere Beschreibung des Leitungsweges. Peters übersah die gesamte Eileiterdrüse und beschrieb dafür die Spermatophorentasche als solche (1842, S. 335, Taf. XVI, Fig. 6).

Schließlich konstatierte Brock die Anwesenheit einer lamellösen Eileiterdrüse, beschrieb aber nur den proximalen Teil, während ihm der distale Teil entging. Nach ihm wird letzterer durch die Spermatophorentasche gebildet (1879, S. 95, Taf. II, Fig. 21). Seine sehr allgemein gehaltene Behauptung, daß die Lage der weiblichen Geschlechtsorgane mit Ausnahme der accessorischen Nidamentaldrüse mit der von *Loligo* vollkommen übereinstimmt, trifft, wie wir gesehen haben, für den Leitungsweg in keiner Weise zu. Dagegen hat er den histologischen

Bau der Eileiterdrüse wieder eingehend und richtig beschrieben und nur die Nebenlamellen übersehen. Doch ist nicht ausgeschlossen, daß sich diese erst im Stadium höchster Brunst bilden und daher bei den von ihm untersuchten Exemplaren nicht entwickelt waren.

Wie über das Mündungsfeld von *Rossia*, so berichtete Racovitza, wenn auch nicht so eingehend, auch über die Spermatophorentasche von *Sepiola* (Sur l'accouplement de quelques Céphalopodes, 1894, p. 723). Und neben diesem Forscher ist wieder v. Maehrenthal zu nennen, der die Spermatophorentasche als einfache Einsenkung der Haut erkannte, aber nur Korschelt von diesem Funde mündlich unterrichtete (Korschelt und Heider, Lehrbuch, spezieller Teil, 1893, S. 1096).

2. Der accessorische Drüsenapparat.

Sepia elegans Blainv.

Der accessorische Drüsenapparat von *Sepia elegans* bildet einen räumlich scharf umgrenzten Drüsenkomplex, der in keinerlei Zusammenhange mit dem Leitungswege steht. Er setzt sich aus zwei Nidamentaldrüsen und einer accessorischen Nidamentaldrüse zusammen, die, symmetrisch zur Mediane gruppiert, die vordere Hälfte der Ventralseite des Eingeweidesackes bedecken. Dabei schließt sich die unpaare accessorische Nidamentaldrüse unmittelbar an die Vorderenden der Nidamentaldrüsen an und umgreift diese zum Teil nach hinten zu. In bezug auf Größenentwicklung tritt die accessorische Nidamentaldrüse hinter den Nidamentaldrüsen zurück.

Die Nidamentaldrüsen (Fig. 1 *gl.nid*) stellen zwei völlig übereinstimmend geformte, nach hinten und den Seiten zu bauchig erweiterte Säcke dar, die sich vorn in die Mantelhöhle öffnen. Ihre ventralen Wände grenzen direkt an die Wand der Mantelhöhle, ihre Dorsalwände an die ventralen Nierensäcke und die sekundäre Leibeshöhle. Medial, also zwischen beiden, finden wir den Tintenbeutel und einen Teil der accessorischen Nidamentaldrüse und lateral, zum Teil auch dorsal, die Kiemenherzen und auf der linken Seite den Oviduct. Die Mündungen liegen annähernd in der Transversalebene der Kiemenwurzeln und werden durch weite, elliptische Öffnungen gebildet, die dorsalwärts gewendet sind, sich also der accessorischen Nidamentaldrüse zukehren. Der Größe nach übertreffen die Nidamentaldrüsen die Eileiterdrüse sehr bedeutend. Sie sind etwa doppelt so lang und viermal so breit als diese.

Im inneren Bau gleichen sie im wesentlichen dem distalen Abschnitt der Eileiterdrüse. Wie bei diesem ist der innere Hohlraum durch zahlreiche halbkreisförmige bis halbelliptische Lamellen in Drüsenfächer gegliedert, die sich in ein axiales Hauptlumen öffnen. Äußerlich markiert sich dieses Hauptlumen durch eine seichte Furche. Die Lamellen sind ebenfalls gabelförmig gruppiert, stehen aber im wesentlichen senkrecht auf der Wand des Drüsensackes. Was schließlich die histologischen Strukturen anlangt, so stimmen diese völlig mit denen der Eileiterdrüse überein.

Die accessorische Nidamentaldrüse (Fig. 1 *gl.nid.acc*) zeigt die Form eines breiten, ungefähr elliptischen, ventralwärts gewölbten Schildes. Durch zwei kopfwärts einspringende Einschnitte, in denen die Vorderenden der Nidamentaldrüsen liegen, gliedert er sich hinten in einen mittleren und zwei seitliche Fortsätze. Im übrigen grenzt die accessorische Nidamentaldrüse ventral an die Mantelhöhle, dorsal an die Niere und den Tintenbeutel und reicht vorn fast bis in die Nähe der Nierenmündungen. Ihrem inneren Baue nach repräsentiert sie den tubulösen Drüsentypus. Sie setzt sich aus zahlreichen, vielfach verzweigten und eng miteinander verschlungenen Schläuchen zusammen, die durch englumige, dicht gedrängte Ausführungsgänge in die Mantelhöhle münden. Sind sie mit Secret angefüllt, das stellenweise rot gefärbt ist, so lassen sich diese Tubuli schon von außen her recht gut erkennen. Ihre Mündungen liegen auf zwei streifenförmigen Feldern, die auf der Ventralseite des Drüsenschildes von den Vorderenden der Nidamentaldrüsen im Bogen nach vorn und der Mitte ziehen und bis nahe an den Vorderrand der Drüse reichen (Fig. 1 *pl.or*). Diese Mündungsfelder heben sich durch ihre helle Farbe und runzelige Oberfläche deutlich von dem Epithel des Eingeweidesackes ab und bringen dadurch die äußere Gliederung der Drüse in drei Teile noch schärfer zum Ausdruck. Indessen muß betont werden, daß die Drüse innerlich überhaupt nicht gegliedert ist, sondern ein völlig regelloses Durcheinander von Drüsenschläuchen aufweist. Aus der Lage der Mündungsfelder ergibt sich, daß ihr hinterer Abschnitt der Mündung der Nidamentaldrüsen direkt gegenüber liegt. Mit Recht hebt Brock (1879, S. 71) hervor, daß auf diese Weise bei gleichzeitiger Secretion beider Drüsen eine Durchmischung der Secrete ermöglicht wird.

Bei histologischer Untersuchung der Drüse (Fig. 18) erkennen wir zunächst, daß sich die Tubuli aus sehr langen, drüsigen und sehr kurzen, ausführenden Abschnitten zusammensetzen. Die Wände der eigentlichen Drüsenschläuche bestehen aus einem einschichtigen Epithel, das im Gegensatz zu den Epithelien der Eileiterdrüse und der Nidamentaldrüsen nur von Secretzellen gebildet wird. In den englumigen Endabschnitten (*tub.fin*) ist es cylindrisch und zeigt dichtes Plasma und chromatinreiche Kerne. Nach der Mündung zu, wo sich die Tubuli bedeutend erweitern, flacht es sich mehr und mehr ab. Zugleich wird distalwärts das Plasma lockerer und enthält größere, aber chromatinärmere Kerne. Dies erklärt sich wohl daraus, daß der Secretionsprozeß

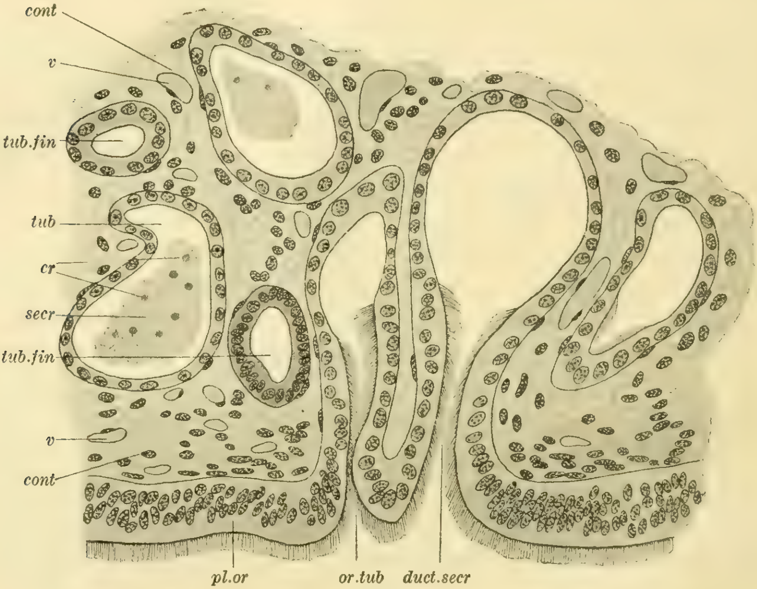


Fig. 18.

Querschnitt durch die accessorische Nidamentaldrüse von *Sepia elegans*. 193 : 1. *cont*, Bindegewebe; *cr*, Kristalldrüse; *duct.secr*, Ausführungsgang eines Drüsenschlauches; *or.tub*, Mündung eines Drüsenschlauches; *pl.or*, Mündungsfeld der accessorischen Nidamentaldrüse; *secr*, Secret; *tub*, Drüsenschlauch; *tub.fin*, Endschlauch; *v*, Gefäß.

an den distalen Abschnitten der Drüsenschläuche beginnt und von da proximalwärts fortschreitet. Über den Secretionsvorgang selbst wurde nichts Sicheres ermittelt. Es ließen sich lediglich in den Endschläuchen hier und da zahlreiche kleine, unscharf begrenzte Vacuolen nachweisen, die aber nur vorübergehend aufzutreten scheinen. Das Secret (*secr*), das besonders die distalen Abschnitte der Drüsenschläuche in großen Massen ausfüllte, bestand aus zahllosen feinen Fäden, eine Erscheinung, die wohl auf die Konservierung zurückzuführen ist, aber immerhin auf seine Struktur schließen läßt. Außerdem fanden sich in ihm kleine morgensternartige Kristalle (*cr*) vor, die einige Ähnlichkeit mit den

Sternchen hatten, die Brock in den Zellen der Vesicula seminalis von *Sepiola Rondeletii* fand (1879, S. 50, Taf. II, Fig. 13).

Die kurzen Ausführungsgänge (*duct.secr*) besitzen ein einschichtiges Flimmerepithel, das sich außen in das mehrschichtige, gleichfalls flimmernde Epithel des Mündungsfeldes fortsetzt.

Zwischen den Drüsenschläuchen findet sich maschiges, unter den Mündungsfeldern parallel geschichtetes, fibrilläres Bindegewebe. Außerhalb des Bereiches der Mündungsfelder schiebt sich zwischen die Wand des Eingeweidesackes und die Drüsenschläuche eine ziemlich dicke Muskelplatte, die für die Entwicklung der Drüse von Bedeutung ist.

Von den Gefäßen, die den accessorischen Drüsenapparat versorgen, wurden nur die Venen nachgewiesen. Die Venen der Nidamentaldrüsen verlaufen in den Dorsalfurchen, ziehen nach vorn und vereinigen sich hier mit den Venen der accessorischen Nidamentaldrüse. Der gemeinsame Stamm tritt direkt in die Vena cava ein.

Wie der Leitungsweg, so wurde auch der accessorische Drüsenapparat dieser Species von *Sepia* noch nicht beschrieben.

Sepia officinalis L.

Die Unterschiede, welche der accessorische Drüsenapparat von *Sepia officinalis* (Fig. 6) gegen den eben beschriebenen zeigt, sind nur geringfügig. Die Nidamentaldrüsen sind relativ größer, schlanker und stoßen in der Mediane zusammen, so daß die Arteria pallialis, die bei *Sepia elegans* keinerlei Beziehung zu den Nidamentaldrüsen hat, zwischen ihren divergierenden Rändern aus dem Eingeweidesacke austritt. Ihre Lamellen sind vergleichsweise dünner und zahlreicher als bei *Sepia elegans*.

Die accessorische Nidamentaldrüse zeichnet sich dadurch aus, daß ihre Mündungsfelder nischenartig einspringen und auf diese Weise die drei äußeren Abschnitte noch deutlicher hervortreten. Außerdem ist ihr Vorderrand in der Mitte nach hinten zu eingebuchtet.

Wie für die Eileiterdrüse, so konnte auch für den accessorischen Drüsenapparat nachgewiesen werden, daß er innerviert ist. Die beiden Nerven, welche die Drüsen versorgen, sind die medialen Äste der Visceralnerven (Fig. 6 *n.gl.com*). Sie wenden sich zunächst medianwärts, treten hier durch Commissuren miteinander in Verbindung und ziehen dann schräg über die Dorsalseite der accessorischen Nidamentaldrüse nach hinten. Am Hinterrande dieser Drüse teilen sie sich in zwei Äste. Der eine tritt direkt in die accessorische Nidamentaldrüse ein, der andre verläuft in der Dorsalfurche der Nidamentaldrüse nach hinten und innerviert diese Drüse.

Merkwürdigerweise hat der accessorische Drüsenapparat von *Sepia officinalis* bei fast allen Autoren mehr Interesse gefunden als der Leitungsweg. Schon OWEN lieferte in TODDS »Cyclopaedia« (1835, S. 558) eine äußerst ausführliche, die gröbere Morphologie fast erschöpfende Beschreibung von ihm. Irrtümlich war nur seine Behauptung, daß die accessorische Nidamentaldrüse keine Ausführungsgänge besäße. Da BROCK auch die Histologie eingehend berücksichtigte (1879, S. 86/88), so blieben im wesentlichen die Innervation und einige histologische Einzelheiten zu ergänzen. Der Angabe CHÉRONS über die Innervation des accessorischen Drüsenapparates wurde bereits bei Besprechung der Eileiterdrüse gedacht.

Loligo vulgaris Lam.

Am accessorischen Drüsenapparate von *Loligo vulgaris* (Fig. 7) fällt vor allem auf, daß die accessorische Nidamentaldrüse nicht in der Einzahl, sondern paarig vorhanden ist und im Vergleich zu den Nidamentaldrüsen eine sehr schwache Entwicklung zeigt.

Die Nidamentaldrüsen (*gl.nid*) bedecken als zwei lang gestreckte, annähernd gleich weite Säcke die Ventralseite des Eingeweidesackes. Ihre Medianseiten berühren sich fast in ganzer Ausdehnung und lassen an der Grenze ihres hinteren Viertels die Arteria pallialis zwischen sich hindurchtreten. Sehr wesentlich ist, daß ihre Mündungen, sehr weite, elliptische Öffnungen, vor den Nierenmündungen liegen. Aus dieser aberranten Lagebeziehung ergeben sich alle übrigen Abweichungen von der bei *Sepia* beschriebenen Lage. Bemerkenswert ist außerdem nur noch das schon besprochene Lageverhältnis der linken Nidamentaldrüse zur Eileiterdrüse. In bezug auf Größenentwicklung treten die Nidamentaldrüsen bedeutend hinter der Eileiterdrüse zurück. Ihre Länge beträgt zwei Drittel der Länge, ihre Breite ein halb der größten Breite der Eileiterdrüse, so daß wir annähernd die umgekehrten Verhältnisse wie bei *Sepia* vor uns haben.

Für den inneren Bau dieser Drüsen ist charakteristisch, daß die sehr zahlreichen, dünnen Lamellen in der Hauptsache zweizeilig angeordnet sind und hinten nur einen äußerst schwachen Halbring bilden. Weiter sind sie nicht wie bei *Sepia* gleichmäßig an der Ventral- und Dorsalwand des Drüsensackes angeheftet, vielmehr liegen die lateralen Lamellen zum Teil über den medialen. Äußerlich prägt sich dies dadurch aus, daß die ventralen Längsfurchen, welche beide Lamellenreihen jeder Drüse trennen, der Medianebene sehr nahe liegen. Der histologische Bau der Drüsen deckt sich völlig mit dem der Eileiterdrüse.

Die accessorischen Nidamentaldrüsen (*gl.nid.acc*) treten uns in Gestalt zweier ovaler, polsterartiger Erhebungen des Eingeweidesackes entgegen. Sie liegen in ganzer Ausdehnung vor den Nierenmündungen und werden fast zur Hälfte von den Vorderenden der Nidamentaldrüsen überdacht. Dorsal grenzen sie an Enddarm, Tintenbeutel und Leber, und medianwärts werden sie durch einen schmalen Epithelstreifen voneinander getrennt. Ihre Mündungsfelder erstrecken sich bis auf einen vorderen und lateralen Randstreifen über die ganzen Ventralseiten der Drüsen und liegen so den Mündungen der Nidamentaldrüsen direkt gegenüber.

In histologischer Beziehung zeichnen sie sich zunächst dadurch aus, daß das Bindegewebe, das zwischen den Drüsenschläuchen liegt, äußerst schwach entwickelt und eine ventrale Muskelplatte wie bei *Sepia* nicht ausgebildet ist. Weiter sind die Drüsenkanälchen kürzer und weniger verzweigt als bei *Sepia*, insbesondere aber die Ausführungsgänge sehr kurz und eng. Im übrigen aber bieten sich uns dieselben Verhältnisse dar wie bei *Sepia*.

Die Arterie des accessorischen Drüsenapparates ist ein Zweig der Aorta posterior, der, wie schon erwähnt wurde, gemeinsam mit der Arterie der Eileiterdrüse dieses Gefäß verläßt.

Während die accessorischen Nidamentaldrüsen bereits von NEEDHAM entdeckt (1747, S. 39) und von OWEN recht gut beschrieben wurden (1835, S. 559), ging erst BROCK auch auf die Nidamentaldrüsen ein (1879, S. 89 und 92). Doch stellte er, abgesehen von der Histologie, lediglich ihre langgestreckte Form und ihren blättrigen Bau fest. Dagegen lieferte er wieder eine sehr gute Beschreibung des histologischen Baues der accessorischen Nidamentaldrüsen (1879, S. 92/93).

Loligo marmorae Verany.

Wie der Leitungsweg von *Loligo marmorae*, so zeigt auch der accessorische Drüsenapparat (Fig. 10) einige bemerkenswerte, wenn auch nicht so durchgreifende Unterschiede gegen die Ausgangsform.

Die Nidamentaldrüsen sind gedrungener gestaltet als bei *Loligo vulgaris* und sacken sich namentlich nach den Seiten zu ziemlich weit aus. Ihre Medianwände berühren sich nicht in ganzer Ausdehnung, sondern weichen vorn und hinten auseinander, so daß die Arteria pallialis zwischen den divergierenden Hinterrändern der Drüsen den Eingeweidesack verläßt. Fügen wir noch hinzu, daß die ventrale Längsfurche weiter lateralwärts liegt, so ergibt sich, daß sich auch die Nidamentaldrüsen dieser Form in ihrem Bau den Nidamentaldrüsen von *Sepia* nähern.

Besondere Beachtung verdienen die Mündungen der Drüsen. Bei einem brünstigen Tiere ragten die Vorderenden der Nidamentaldrüsen ein ziemliches Stück in die Mantelhöhle vor, und außerdem hatten sich die Innenwände des Mündungsbezirkes samt den Endlamellen lateral- und medianwärts umgekrempt, so daß die Drüsenblätter frei in die Mantelhöhle hineinragten. Auf diese an sich weiter nicht auffällige Erscheinung wurde ich erst aufmerksam, als mich Prof. CHUN auf eine äußerst interessante Beobachtung hinwies, die er an einer Cranchiide der deutschen Tiefsee-Expedition gemacht hatte. Bei diesem Exemplare, das sich im Zustand höchster Brunst befand, sperrten die Lamellenreihen sowohl der Nidamentaldrüsen, als auch der Eileiterdrüsen vorn weit auseinander und krümmten sich außerdem nach hinten zurück. Auf diese Weise zeigten die Lamellensysteme eine lyraförmige Gruppierung. Die Außenwand der Drüsen war aufs äußerste verdünnt und vorn deutlich eingerissen. Da sich dieser Riß bei allen so gestalteten Drüsen nachweisen ließ, so ist anzunehmen, daß es sich hier um eine, wenn auch sonderbare, so doch normale Erscheinung des Brunstzustandes handelt. Die Lamellen schwellen außerordentlich an, pressen die Wände des Drüsensackes auseinander und bringen die Außenwand zum Reißen. Bei der Involution der Drüse zieht sich der erschöpfte Drüsensack wieder zusammen, und der Riß verheilt. Es läßt sich leicht denken, daß diese extremen Erscheinungen von ähnlichen einfachen Umstülpungen der Vorderenden der Drüsen ihren Ausgang nahmen, wie wir sie bei *Loligo marmorae* beobachteten.

Die accessorischen Nidamentaldrüsen gleichen denen von *Loligo vulgaris* in allen wesentlichen Punkten. Sie sind halbkreisförmig gestaltet, und ihr größter Durchmesser liegt annähernd quer zur Längsachse des Körpers. Zur Brunstzeit werden sie fast gänzlich von den Vorderenden der Nidamentaldrüsen bedeckt.

Die Literatur bietet keine Angaben über den accessorischen Drüsenapparat dieser Form.

Rossia macrosoma d. Ch.

Bei *Rossia macrosoma* ist der accessorische Drüsenapparat (Fig. 12) im Vergleich zu den übrigen Myopsiden am schwächsten entwickelt. Wesentlich Neues bietet weder seine Lage, noch sein Bau. Wie bei *Loligo* sind zwei accessorische Nidamentaldrüsen vorhanden.

Die Nidamentaldrüsen sind zwei ziemlich gleichweite, nur vorn halsartig verengte Säcke, die, dicht aneinander gedrängt, zu beiden Seiten der Duplikatur liegen, in der vorn der Retractor pallii medianus entwickelt ist. Charakteristisch für den inneren Bau ist die ungleichmäßige Ausbildung der beiden Lamellenreihen. Die laterale Reihe jeder Drüse ist wesentlich länger und überdeckt die mediale zum Teil von der Ventralseite her. Die halbringförmige Basis des Systems ist nur schwach entwickelt. Die Drüsenlamellen sind dünn und zahlreich und wie die Lamellen der Eileiterdrüse gebaut.

Die accessorischen Nidamentaldrüsen, die sich an die Vorderenden der Nidamentaldrüsen anschließen und durch den Retractor pallii medianus getrennt sind, gleichen in ihrer äußeren Form vollkommen denen von *Loligo vulgaris.* Dagegen sind die Drüsenschläuche viel schwächer entwickelt. Sie erreichen zum Teil nicht einmal die Dorsalwand der Drüse und treten überall gegen das mächtig entwickelte Bindegewebe zurück. Zwar waren die untersuchten Tiere nicht voll geschlechtsreif, aber trotzdem dürfen wir diese Erscheinung wohl als einen Hinweis auf die beginnende bindegewebige Degeneration der Drüse ansehen. Denn die submaturen Stadien der accessorischen Nidamentaldrüse von *Sepia elegans* zeigten niemals eine derartige auffällige Vorherrschaft des Bindegewebes.

Den accessorischen Drüsenapparat von *Rossia* hat OWEN zuerst beschrieben (1835, S. 558 u. 559). Er hob die paarige Ausbildung der accessorischen Nidamentaldrüse hervor, beschränkte sich aber im übrigen darauf, die allgemeinen Myopsidencharaktere zu konstatieren. BROCK bestätigte nur OWENS Angaben (1882, S. 549).

Sepiola Rondeletii Leach.

Während der accessorische Drüsenapparat von *Loligo* und *Rossia* durch zwei accessorische Nidamentaldrüsen gekennzeichnet ist, besitzt *Sepiola Rondeletii* nur eine accessorische Nidamentaldrüse und schließt sich in dieser Beziehung an *Sepia* an. Auffällig ist die gewaltige Entwicklung der Nidamentaldrüsen, die von keinem andern Myopsiden auch nur annähernd erreicht wird (Fig. 15).

Die Nidamentaldrüsen, zwei nach hinten und den Seiten zu bedeutend erweiterte Säcke mit halsförmig verengten Vorderabschnitten, bedecken die gesamte Hinterhälfte der Ventralseite des Eingeweidesackes und erstrecken sich außerdem auch auf dessen Hinterseite. Bei einigen in höchster Brunst befindlichen Exemplaren erreichten sie sogar die Dorsalseite des Eingeweidesackes. Mit den vorderen Hälften ihrer medialen Ränder, die zum Teil vom Retractor pallii medianus überdeckt werden, legen sie sich dicht aneinander, mit den hinteren divergieren sie in ziemlich scharfem Winkel. Die sehr dicken Lamellen sind annähernd gleichmäßig an der Dorsal- und Ventralwand jeder Drüse befestigt, so daß die ventrale Längsfurche ziemlich genau über die Mitte verläuft. Der hintere Halbring des Systems tritt ebenfalls zurück. Daß die Nidamentaldrüsen denselben histologischen Bau aufweisen wie die Eileiterdrüse, versteht sich nach dem vorausgehenden fast von selbst.

Die accessorische Nidamentaldrüse bildet einen unregelmäßig geformten Drüsenschild, der sich infolge der gewaltigen Entwicklung der Spermatophorentasche zum größten Teile nach der rechten Seite hin ausdehnt, im übrigen aber ganz ähnliche Lagebeziehungen wie bei *Sepia* hat. Hervorzuheben ist nur noch, daß der Retractor pallii medianus über sie hinzieht, und daß ihr Vorderrand vor den Nierenmündungen liegt. Wie bei *Sepia* sind zwei Mündungsstellen vorhanden, die sich dorsal von den Mündungen der Nidamentaldrüsen finden und so nahe beieinander liegen, daß fast ein einheitliches Mündungsfeld vorgetäuscht wird. Sie stehen unter allen untersuchten Myopsiden insofern einzig da, als sie die Form zweier taschenförmiger Einsenkungen haben, die nach hinten zu gerichtet sind. Die Drüsenkanälchen sind im Gegensatz zu *Rossia* gut entwickelt und zeigen im wesentlichen denselben Bau wie bei *Sepia*.

Von dem accessorischen Drüsenapparate wurde bei den meisten Untersuchungen wieder die accessorische Nidamentaldrüse in den Vordergrund gestellt. GRANT (1835, S. 84), OWEN (1835, S. 558) und PETERS (1842, S. 335) beschrieben sie zutreffend, während BROCK irrtümlicherweise nur einen einzigen medianen Hilus fand (1879, S. 94). Dabei ist es auffällig, daß er sich mit dieser Feststellung sehr entschieden gegen PETERS vollkommen richtige Beschreibung zweier Mündungsfelder wendet.

II. Die typische Ausbildung und Differenzierungstendenz des weiblichen Geschlechtsapparates.

1. Der Leitungsweg.

Vergleichen wir den Leitungsweg der untersuchten Myopsiden miteinander, so ergeben sich zunächst folgende gemeinsame Charaktere. Der Leitungsweg ist nur links entwickelt und verbindet das Cölom mit der Mantelhöhle. Für seine Lage ist bezeichnend, daß die Venae abdominalis, pallialis und branchialis und die Arteriae abdominalis und branchialis ventral über ihn hinziehen.

Seinem Bau nach zerfällt er in einen proximalen, kanalförmigen, dünnwandigen Abschnitt, den Eileiter, und einen distalen, flaschenförmigen, drüsigen Abschnitt, die Eileiterdrüse. Der Eileiter, dem die Drüse direkt vorgeschaltet ist, stülpt deren Wand in Form eines Zapfens in das Lumen vor.

An der Wand der Drüse erheben sich zahlreiche Lamellen, die in zwei Systemen gruppiert sind. Proximal ordnen sie sich in einem Ringsystem, das den Zapfen umstellt, distal in einem Gabelsystem, dessen halbringförmige Basis sich an das Proximalsystem anschließt.

Beide Systeme liegen stets so zueinander, daß die Mündung des Eileiters nach dem Centrum des Gabelhalbringes gerichtet ist. Infolgedessen passieren die Eier nur den distalen Teil der Eileiterdrüse. Sie bewegen sich dabei in einer Gleitrinne, die in dem inneren Grenzstreifen zwischen den beiden Schenkeln des Gabelsystems verläuft.

Einzelne Befunde machen es wahrscheinlich, daß die Blutcirculation des Leitungsweges durch Seitenäste der Venae pallialis und abdominalis und der Aorta posterior, die Innervation durch einen Zweig des Nervus branchialis vermittelt wird.

Lenken wir weiter unsre Aufmerksamkeit auf die Unterschiede der einzelnen Leitungswege, so ist es zweckmäßig, dabei die Verhältnisse bei dem primitiven Oigopsiden *Illex* in Betracht zu ziehen. Denn zahlreiche Gründe, denen im entwicklungsgeschichtlichen Teil ein neuer hinzugefügt werden soll, sprechen dafür, daß die Myopsiden in ihrer Phylogenie ein oigopsidenähnliches Stadium durchlaufen haben.

In der Ausgestaltung des Leitungsweges zeigt *Sepiola* infolge der Ausbildung einer Spermatophorentasche die höchste Komplikation. Nur bei *Rossia* finden wir in dem Mündungsfeld und der Einsenkung an der Mündung des Leitungsweges eine ähnliche Bildung. Da Mündungsfeld und Einsenkung ganz wie die Spermatophorentasche zur Anheftung der Spermatophoren dienen, so lassen sie sich als Vorstadien der Spermatophorentasche auffassen.

Für die Lage der Leitungswege ist ihre Beziehung zu den Kiemengefäßen und zur Kiemenbasis charakteristisch. Während der paarige Leitungsweg bei *Illex* ventral von diesen Gefäßen liegt, finden wir den unpaaren Ausführungsgang bei allen untersuchten Myopsiden dorsal von diesen. Dabei ist zu beobachten, wie der Leitungsweg in der Reihe *Loligo*, *Sepia*, *Rossia*, *Sepiola* von der Kiemenwurzel aus mehr und mehr medianwärts und in die Tiefe des Eingeweidesackes rückt. Bei *Loligo* grenzt er an der Kiemenwurzel direkt an die Mantelhöhle, bei *Sepia* an die Kiemenwurzeltasche, bei *Rossia* liegt er bereits ein ziemliches Stück medial von der Kiemenbasis und bei *Sepiola* schließlich außerdem auch viel tiefer im Eingeweidesacke.

Da die Leitungswege vieler Oigopsiden bereits dorsal von den Kiemengefäßen liegen, so hat sich die Umlagerung von der Ventralseite zur Lateralseite des Eingeweidesackes schon in der Oigopsidenreihe vollzogen. Sie ist vielleicht auf die gewaltige Entwicklung der Nidamentaldrüsen zurückzuführen, welche die Leitungswege lateralwärts drängten. Indem nun der Ausführungsgang in der Myopsidenreihe *Loligo*, *Sepia*, *Rossia*, *Sepiola* weiter medianwärts und in die Tiefe des Eingeweidesackes rückt, nähert er sich seiner Lage nach den Leitungswegen der Octopoden. Der hauptsächlichste Grund für diese Wanderung bei den Myopsiden ist vielleicht in dem vielfach konstatierten Prinzip zu suchen, schwere Organe von der Peripherie des Körpers nach dem Innern zu verlagern, weil dadurch die Bewegung um die Drehachsen erleichtert wird.

Von besonderer Bedeutung für diese Wanderung des Leitungsweges ist vermutlich das Kiemenband gewesen. Solange dieses wie bei *Loligo vulgaris* und *Loligo marmorae* noch nicht mit dem Eingeweidesacke verwachsen war, konnte der Ausführungsgang noch leicht von der Lateralseite auf die Ventralseite zurückwandern. Nach Ausbildung der Kiemenwurzeltasche dagegen war für ihn dieser Weg gleichsam versperrt, und er mußte bei weiterer Umlagerung sich mit Notwendigkeit dorsal von den Kiemengefäßen und in die Tiefe des Eingeweidesackes bewegen.

Außer diesen allgemeinen Lageverhältnissen des Leitungsweges der Myopsiden fällt bei einem Vergleiche vor allem noch die aberrante Lage der Eileiterdrüsenmündung bei *Loligo vulgaris* in die Augen. Während diese äußere Mündung des Leitungsweges bei allen übrigen Myopsiden hinter der Nierenmündung liegt, finden wir sie bei *Loligo vulgaris* vor dieser. Am engsten schließt sich in dieser Beziehung an *Loligo vulgaris* *Loligo marmorae* an. Bei dieser Form liegt die Mündung bereits dicht hinter der Nierenmündung. Eine Duplikatur, die in der Richtung der Eileiterdrüse verläuft, und Reduktionserscheinungen am Eileiter selbst führen zu der Vermutung, daß das vordere Stück der

Eileiterdrüse in der Phylogenie zurückgebildet wurde und dadurch die neue typische Lage der Mündung zustande kam.

Diese Auffassung wird außerdem gestützt durch die Lage, welche die Mündung des Leitungsweges bei *Loligo Pealei* Les. hat. Nach Verrills Beschreibung und Abbildung in »The Cephalopods of the northeastern coast of America« (part II, 1880, p. 341, Taf. XLI, Fig. 1) mündet der Ausführungsgang dicht vor der Nierenmündung, eine Lage, die zwischen der bei *Loligo vulgaris* und *Loligo marmorae* mitteninne steht.

Im Verlauf des Eileiters unterscheidet sich *Loligo vulgaris* von allen übrigen untersuchten Myopsiden durch die mehrfachen Windungen, die ihr Oviduct beschreibt. Da diese bei allen Formen völlig übereinstimmen, also typisch sind, so liegt der Gedanke nahe, daß sie sich von einer regelmäßigen Form herleiten. In der Tat lassen sie sich durch Drehung des von hinten nach vorn gerichteten Windungskomplexes um 90° in eine Lage bringen, die viel Ähnlichkeit mit der Lage der Oviductwindungen bei *Illex* hat (vgl. Fig. 8 mit Fig. 19). Es ist daher möglich, daß sich der Eileiter von *Loligo vulgaris* aus einer regelmäßig und quer geschlängelten Form entwickelt hat. Nach den übrigen Myopsiden zu bildet wieder *Loligo marmorae* einen Übergang. Ihr Eileiter zeigt nur eine Windung, weist also auf einen Reduktionsprozeß hin, der schließlich zu dem ungeschlängelten Eileiter bei *Sepia* führte. Von *Loligo vulgaris* zu *Loligo marmorae* leitet auch in dieser Beziehung *Loligo Pealei* über, deren Eileiter nach Verrills Abbildung (1880, Taf. XL, Fig. 3) zwei deutlich ausgeprägte Windungen aufweist. Ob auch die kurzen Endschleifen der Eileiter von *Rossia* und *Sepiola* als Reste einer ursprünglichen Schlängelung aufzufassen sind, läßt sich schwer entscheiden. Jedenfalls ist nicht ausgeschlossen, daß sie erst sekundär entstanden sind.

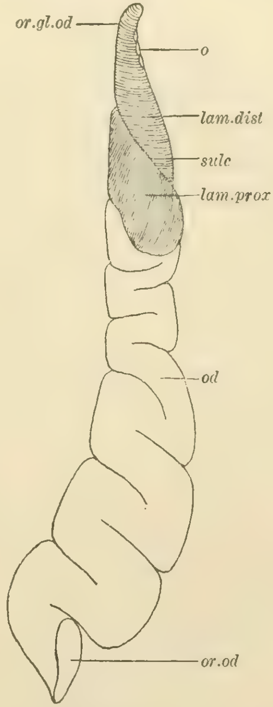


Fig. 19.

Leitungsweg von *Illex Coindetii*. Ventralansicht. 1,5 : 1. *lam.dist*, Distalsystem; *lam.prox*, Proximalsystem; *o*, Ei; *od*, Eileiter; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse, *od.or*, Mündung des Eileiters in das Cölom; *sulc*, Furche.

Die Eileiterdrüse zeigt in der Reihe *Loligo*, *Rossia*, *Sepia*, *Sepiola* einen immer schärfer ausgeprägten Zapfen und im engsten Zusammenhange damit ein stärker entwickeltes Ringsystem. Während bei *Loligo* noch das Gabelsystem das Ringsystem an Größe weit übertrifft, ist bei *Sepiola* das Umgekehrte der Fall. Das Gabelsystem ist hier bis auf wenige niedrige Längslamellen reduziert. Nun läßt die Entwicklung des Leitungsweges von *Octopus* vermuten, daß der distale Abschnitt des Eileiters der Octopoden dem distalen Abschnitt der Eileiterdrüse der Myopsiden, die Eileiterdrüse der Octopoden demnach lediglich dem Ringsystem der Myopsiden entspricht. Sollte sich diese Vermutung bestätigen, so würde sich *Sepiola* auch im Bau ihrer Eileiterdrüse den Octopoden bedeutend nähern.

Loligo marmorae leitet auch nach der Ausbildung der Eileiterdrüse von *Loligo vulgaris* zu *Sepia* über. Während das Ringsystem bei *Loligo vulgaris* rein lateral von der Basis des Gabelsystems liegt und sich nur wenig von dieser abhebt, ist es bei *Loligo marmorae* bereits weiter nach hinten gerückt und setzt sich schärfer ab.

Charakteristisch ist ferner die Ausbildung einer Gleitbahn im distalen Abschnitt der Drüse. Bei *Loligo* wird sie zwischen den beiden Lamellenreihen jedesmal rein mechanisch ausgesackt, bei *Rossia* stellt sie als Gleitrinne eine bleibende Bildung dar, und bei *Sepiola* tritt sie uns in Gestalt des gesamten distalen Abschnittes entgegen.

In histologischer Beziehung zeigt die Eileiterdrüse von *Sepia* die höchste Komplikation. Alle übrigen weisen im wesentlichen übereinstimmende Strukturen auf.

2. Der accessorische Drüsenapparat.

Die accessorischen Drüsenapparate der Myopsiden zeigen viel größere Übereinstimmung als die Leitungswege. Sie bestehen aus Nidamentaldrüsen und accessorischen Nidamentaldrüsen, von denen die ersteren stets paarig, die letzteren paarig oder unpaarig auftreten.

Die Nidamentaldrüsen liegen auf der Ventralseite des Eingeweidesackes zu beiden Seiten der Mediane und bilden große Säcke, deren Wände zu einem gabelförmig gruppierten System von Drüsenlamellen aufgefaltet sind.

Die accessorischen Nidamentaldrüsen liegen vor diesen und setzen sich aus zahlreichen Drüsenschläuchen zusammen, deren Mündungsfelder sich dorsal von den Mündungen der Nidamentaldrüsen finden.

Aus einzelnen Befunden läßt sich schließen, daß Zweige der Vena cava und der Aorta posterior den accessorischen Drüsenapparat versorgen, und daß ihn die medialen Äste der Visceralnerven innervieren.

Im Bau der Nidamentaldrüsen sind wesentliche Unterschiede nicht zu konstatieren. Den Nidamentaldrüsen von *Illex* am ähnlichsten sind die Nidamentaldrüsen von *Loligo vulgaris*. Dies zeigt sich in der langgestreckten Form, dem schwach entwickelten Basalhalbring des Lamellensystems und der Anheftung der Drüsenlamellen. Zu den bauchigen Nidamentaldrüsen von *Sepia*, deren Basalring die Gabeläste bedeutend überwiegt, leiten wieder die Nidamentaldrüsen von *Loligo marmorae* über. Die auffällige Verlagerung der Nidamentaldrüsen von *Sepiola* nach dem Hinterende des Eingeweidesackes ist wohl auf die Entwicklung des Retractor pallii medianus zurückzuführen.

Vergleichen wir die Nidamentaldrüsen mit den Eileiterdrüsen derselben Form in bezug auf ihre Größe, so fällt auf, daß zu schwach entwickelten Nidamentaldrüsen meist eine stark entwickelte Eileiterdrüse gehört und umgekehrt, so daß wir von einer Art Kompensationswachstum beider Drüsen reden können. Am deutlichsten springt dies bei einem Vergleiche der *Loligo vulgaris* mit *Loligo marmorae* in die Augen. Die Bedingung zu dieser Erscheinung liegt in der gleichen Funktion beider Drüsen.

Von den accessorischen Nidamentaldrüsen zeigen die von *Loligo* die primitivste Ausbildung. Dies ergibt sich sowohl aus ihrem paarigen Auftreten, als aus ihrer Zusammensetzung aus relativ kurzen, wenig verästelten Schläuchen. Bei *Sepia* tritt die ursprüngliche Paarigkeit noch in den beiden deutlich getrennten Mündungsfeldern scharf hervor, bei *Sepiola* dagegen nähern sich beide derart in der Mediane, daß fast der Eindruck eines einheitlichen Mündungsfeldes entsteht. Was die paarigen accessorischen Nidamentaldrüsen von *Rossia* betrifft, so dürfen wir diese nach ihrem histologischen Bau wohl als Drüsen betrachten, die bereits in Rückbildung begriffen sind. Es läßt sich kaum mit Sicherheit behaupten, ist aber immerhin wahrscheinlich, daß diese Erscheinung mit der Ausbildung des Retractor pallii medianus im Zusammenhange steht. Da dieser Muskel bei sehr vielen Octopoden entwickelt ist, so ist er vielleicht auch die Ursache zur Rückbildung des gesamten accessorischen Drüsenapparates dieser Formen gewesen.

Aus all diesem ergibt sich sowohl für den Leitungsweg, als auch für den accessorischen Drüsenapparat folgende Differenzierungsreihe: *Loligo vulgaris*, *Loligo marmorae*, *Sepia officinalis*, *Sepia elegans*, *Rossia macrosoma* und *Sepiola Rondeletii*. Diese Reihe beginnt mit oigopsiden-(*Illex*)-ähnlichen und schließt mit octopodenähnlichen Charakteren.

B. Die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates.

I. Ihr spezieller Verlauf bei Sepia.

Vorbemerkung.

Wie ich mich bei der anatomischen Untersuchung des weiblichen Geschlechtsapparates auf den Leitungsweg und den accessorischen Drüsenapparat beschränkte, so auch beim Studium seiner Entwicklung. Die Gründe hierfür liegen einesteils darin, daß die jüngsten, für die Entscheidung prinzipieller Fragen besonders wichtigen Embryonalstadien nicht untersucht werden konnten, und anderenteils in dem Umstande, daß die älteren *Sepia*-Embryonen kein besonders günstiges Material zum Studium der Gonadenentwicklung darstellen. Schon sehr bald wird das Ovarium zwischen zwei Aussackungen des Dottersackes geklemmt und dabei derartig deformiert, daß sich die einzelnen Differenzierungen nur äußerst schwer verfolgen lassen. Es hatte übrigens den Anschein, als ob sich seine Entwicklung unter so ungünstigen Bedingungen nur auf minimale Fortschritte beschränke.

Ferner sei im voraus bemerkt, daß die Embryonen nicht gezüchtet worden waren, sondern von gelegentlich eingebrachtem Material herstammten. Dies bedingte mehrere Ungenauigkeiten. Zunächst ließ sich begreiflicherweise bei derartig wenig differenzierten Stadien die Species nicht mit Sicherheit bestimmen. Zwar wies die Ausdehnung der Flossensäume mehr auf *Sepia elegans* als auf *Sepia officinalis* hin, aber es war immerhin fraglich, ob dieser Charakter bereits als bleibender betrachtet werden durfte.

Weiter mußte naturgemäß bei der Kennzeichnung des Entwicklungsstadiums auf Zeitangaben verzichtet und an deren Stelle die Größe als Maßstab der Entwicklung benutzt werden. Schon die Möglichkeit aber, daß zwei verschiedene Species vorlagen, zeigt die Ungenauigkeit einer derartigen Bestimmung. Dazu kommt, daß die Embryonen teils aus Neapel, teils aus Roscoff stammten, sich also unter sehr verschiedenen Bedingungen entwickelt hatten. Und schließlich trug vielleicht auch der verschiedene Grad der Schrumpfung bei Anwendung der einzelnen Konservierungsmittel dazu bei, die Größe zu variieren. Es wird daher zur genaueren Charakterisierung stets auf den allgemeinen Stand der Entwicklung, speziell auf die sehr bezeichnende Ausbildung des Dottersackes Rücksicht genommen werden.

Zur Angabe der Größe wurde ausschließlich die dorsale Mantellänge verwendet. Ein beigefügtes Ml weist darauf hin.

Da nur die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates untersucht werden soll, so sei hervorgehoben, daß sich eine geschlechtliche Differenzierung erst mit dem Auftreten der Nidamentaldrüsen konstatieren läßt. Die Anlagen dieser Drüsen finden sich bei einem Embryo von 5 mm Ml., d. i. eine Länge, die etwa die Hälfte von der des schlüpfenden Embryos beträgt. Alle früheren Stadien zeigten völlig übereinstimmende Anlagen der Gonade und des Leitungsweges. Da kaum anzunehmen ist, daß unter den zahlreichen untersuchten Embryonen durch Zufall nur solche waren, die sich später zu Weibchen entwickelt hätten, so gelten alle Angaben über die Entwicklung des Leitungsweges, die sich auf Embryonen bis zu 5 mm Ml. beziehen, auch für den männlichen Ausführungsgang. Die morphologische Deutung der Anlage für das männliche Geschlecht bleibt selbstverständlich einer Arbeit vorbehalten, welche die weitere Entwicklung bis zum fertigen Apparate verfolgt.

Für die Entwicklungszeit des weiblichen Geschlechtsapparates ist charakteristisch, daß die Anlagen des ausführenden und drüsigen Apparates die Reihe der Organanlagen überhaupt beschließen, im übrigen aber sich sämtliche Teile dieser Organe noch in der Embryonalzeit anlegen. Die Ovarialanlage läßt sich nach Fausseks »Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden« (1901, S. 111, Fig. 45) schon auf einem Stadium nachweisen, auf dem sich der Mitteldarm anlegt. Sämtliche von mir untersuchten Embryonen zeigten bereits eine Differenzierung der Gonade im Keim- und Stromazellen.

Wir wenden uns zunächst zur Entwicklung des Leitungsweges.

1. Der Leitungsweg.

Die erste Anlage des Leitungsweges (Fig. 20 und 26) fand sich bei einem Embryo von 1,5 mm Ml. Auf diesem Stadium wird der innere Dottersack (Fig. 20 *vit*) noch bei weitem vom äußeren übertroffen. Die beiden dorsalen Säcke, die jener nach hinten zu ausstülpt und die später den größten Teil des Eingeweidesackes ausfüllen, sind noch schwach entwickelt. Die Gonade ragt demzufolge noch frei in das Cölom vor.

Bei einem solchen Embryo konstatieren wir in der bereits vorhandenen, relativ sehr weiten linken Kiemenwurzeltasche eine streifenförmige Verdickung der epithelialen Wand (Fig. 20 *gl.od.sin.*), die sich im Laufe der Entwicklung zum distalen Abschnitte des Leitungsweges, zur Eileiterdrüse ausbildet. Sie verläuft auf der medialen Wand dieser

Tasche längs ihres ventralen Randes und erstreckt sich von ihrem Grunde bis zu ihrer Mündung in die Mantelhöhle. Der Lage nach stimmt die Anlage also mit der definitiven Eileiterdrüse im wesentlichen überein. Ihre Länge beträgt 250 μ, ihre größte Breite 120 μ. Nach vorn und hinten zu verschmälert sich der Streifen und zeigt so die Form einer langgestreckten Ellipse.

Histologisch betrachtet (Fig. 26), ist die Verdickung eine einschichtige Zellenlage, die in der Mitte am höchsten ist und nach den Seiten, nach vorn und hinten zu allmählich in das äußerst flache Plattenepithel der Kiemenwurzeltasche übergeht. An Höhe übertreffen die mittleren Zellen die Epithelzellen dieser Tasche um mehr als das Doppelte. Zellgrenzen lassen sich nicht nachweisen. Das Plasma ist dicht und läßt eine ziemlich deutliche, feinwabige Struktur erkennen. Die Kerne sind kugelig bis ellipsoid gestaltet, stehen basal und drängen sich besonders im mittleren Teile der Anlage dicht aneinander.

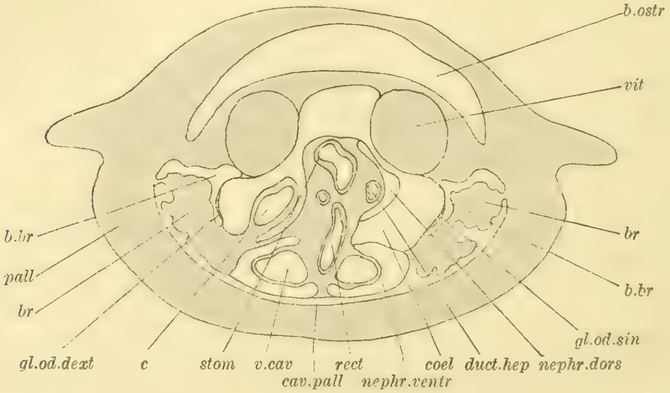


Fig. 20.

Querschnitt durch den Eingeweidesack eines *Sepia*-Embryos von 1,5 mm Ml. 35 : 1. *br*, Kieme; *b.br*, Kiemenwurzeltasche; *b.ostr*, Schalensack; *c*, Herz; *cav.pall*, Möntelhöhle; *coel*, Cölom; *duct.hep*, Lebergang; *gl.od.dext*, rechte Anlage der Eileiterdrüse; *gl.od.sin*, linke Anlage der Eileiterdrüse; *nephr.dors*, dorsaler Nierensack; *nephr.ventr*, ventraler Nierensack; *pall*, Mantel; *rect*, Rectum; *stom*, Magen; *v.cav*, Vena cava; *vit*, Dottersack.

Die relativ große Zahl der Kerne und ihre dicht gedrängte Stellung weisen darauf hin, daß in dem ursprünglich kernarmen, sehr flachen Plattenepithel eine äußerst lebhafte Zellteilung stattgefunden hat, zu der weiter eine Umformung der Zellen hinzugetreten ist. Ob die Umformung als Folge der intensiven Zellteilung auftrat, oder ob sich beide Prozesse unabhängig voneinander abspielten, läßt sich nicht entscheiden. Mir ist das erste wahrscheinlicher.

Außer dem Epithel der Kiemenwurzeltasche beteiligt sich auch das Mesoderm an der Anlage. Während es im übrigen Bereich der Tasche nur schwach entwickelt ist, bildet es unter der Anlage eine dicke Schicht. Es ist bereits in der Umbildung zum Bindegewebe begriffen. Die Zellkörper, in denen große kugelige Kerne liegen, bilden zahlreiche Fortsätze, die sich zu einem dichten Maschenwerke vereinigen. An diese mesodermale Schicht schließt sich nach innen zu das Plattenepithel des Cöloms an.

Das Wesentlichste an der eben beschriebenen Anlage der Eileiterdrüse ist, daß sie eine Verdickung der medialen Epithelwand der Kiemenwurzeltasche darstellt. Da nun diese Taschenwand dem Epithel des Eingeweidesackes angehört, dieses aber ectodermal ist, so ist die Anlage der Eileiterdrüse selbst ectodermalen Ursprunges.

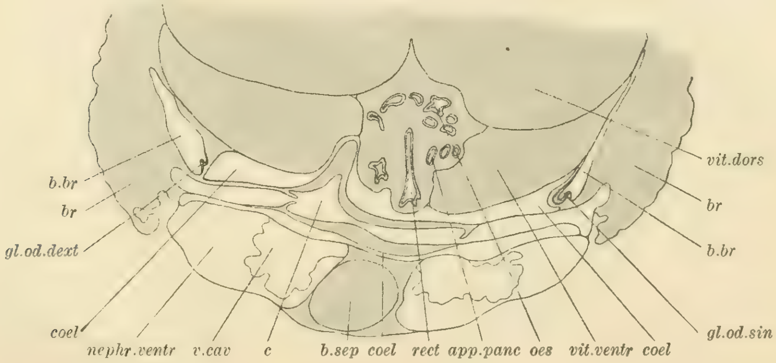


Fig. 21.

Querschnitt durch den Eingeweidesack eines *Sepia*-Embryos von 5 mm Ml. 26, 25 : 1. *app.panc*, Pancreasanhang; *br*, Kieme; *b.br*, Kiemenwurzeltasche; *b.sep*, Tintenbeutel; *c*, Herz; *coel*, Cölom; *gl.od.dext*, rechte Anlage der Eileiterdrüse; *gl.od.sin*, linke Anlage der Eileiterdrüse; *nephr.ventr*, ventraler Nierensack; *oes*, Oesophagus; *rect*, Rectum; *v.cav*, Vena cava; *vit.dors*, dorsale Aussackung des Dottersackes; *vit.ventr*, ventrale Aussackung des Dottersackes.

Phylogenetisch bedeutungsvoll ist der Umstand, daß sich die Anlage nicht allein auf der linken, sondern auch auf der rechten Seite findet (Fig. 20 *gl.od.dext*). Der distale Abschnitt des Leitungsweges legt sich also paarig an. So ist der wiederholt aufgestellte, vergleichend anatomisch begründete Satz, daß die Unpaarigkeit der Leitungswege bei den Myopsiden ein sekundäres Verhalten sei, auch entwicklungsgeschichtlich begründet. Die rechte Anlage, die sich, wie die weitere Entwicklung ergibt, später rückbildet, ist auf diesem Stadium der linken definitiven noch völlig gleich. Beide stimmen nicht allein in

Länge, Breite und Höhe des Verdickungsstreifens, sondern auch in der histologischen Beschaffenheit der Epithelzellen völlig überein.

Ein Stadium von 2,5 mm Ml. zeigt die erste, allerdings noch wenig scharf ausgeprägte Differenzierung der ectodermalen Anlage (Fig. 27). Der innere Dottersack hat sich nur wenig verändert. Er hat an Umfang zugenommen und erstreckt sich jetzt mit seinen beiden dorsalen Aussackungen noch weiter nach hinten.

Die Epithelverdickung ist weder länger noch breiter, dagegen höher geworden. Die Kerne haben sich noch dichter aneinander gedrängt und sind in ihrer Form noch länger und schmäler geworden. Ihre charakteristische basale Stellung haben sie beibehalten. Die wichtigste Differenzierung der Anlage aber bildet eine seichte, rinnenförmige Einsenkung des Epithels, die von vorn nach hinten verläuft, sich aber zunächst nur auf den mittleren Teil des Epithelfeldes erstreckt. Das subepitheliale Bindegewebe ist weiter gewuchert.

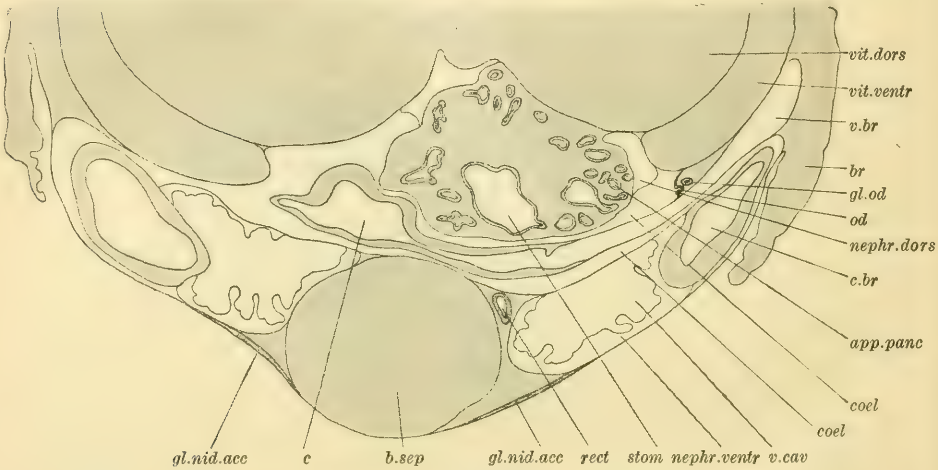


Fig. 22.

Querschnitt durch den Eingeweidesack eines *Sepia*-Embryos von 9 mm Ml. 26, 25 : 1. *app.panc*, Pancreasanhang; *br*, Kieme; *b.sep*, Tintenbeutel, *c*, Herz; *c.br*, Kiemenherz; *coel*, Cölom; *gl.nid.acc*, Anlage der accessorischen Nidamentaldrüse; *gl.od*, Anlage der Eileiterdrüse; *nephr.dors*, dorsaler Nierensack; *nephr. ventr*, ventraler Nierensack; *od*, Anlage des Eileiters; *rect*, Rektum; *stom*, Magen; *v.br*, Kiemenvene: *v.cav*, Vena cava; *vit.dors*, dorsale Aussackung des Dottersackes; *vit.ventr*. ventrale Aussackung des Dottersackes.

Die rechte Anlage zeigt auf diesem Stadium dasselbe Bild wie die linke.

Ein weiterer Fortschritt in der Entwicklung tritt uns auf einem Stadium von 5 mm Ml. entgegen (Fig. 21 und 28). Für diese Entwicklungsstufe ist bezeichnend, daß sich der Dottersack bedeutend nach hinten verlagert hat. Neben den dorsalen Aussackungen (Fig. 21, *vit.dors.*), die nur voluminöser geworden sind, ihre Lage dagegen annähernd beibehalten haben, hat der innere Dottersack auch zwei mächtige ventrale Säcke gebildet (Fig. 21 *vit.ventr*). Diese sind zum Teil kopfwärts gerichtet, erstrecken sich aber vor allem bis in das äußerste Hinterende des Eingeweidesackes und füllen diesen zusammen mit den dorsalen Säcken völlig aus. Sie drängen dabei Herz und Kiemenherzen ventralwärts, pressen Gonade und Magen aufs äußerste zusammen und drücken auch die Wände des Hinterabschnittes der Kiemenwurzeltasche fest aneinander.

Die Anlage selbst (Fig. 28) ist nicht länger, nur breiter geworden. Sie hat jetzt eine Breite von 230 μ. Dagegen ist der Einsenkungsprozeß wesentlich fortgeschritten. Die Einsenkung hat sich über die ganze Anlage erstreckt und infolge weiterer Zellvermehrung bedeutend vertieft. Sie bildet nach außen zu eine schmale, tiefe Rinne und buchtet sich nach innen zu wulstartig in die sekundäre Leibeshöhle vor. Am Hinterende der Rinne leitet sich bereits ein weiterer Prozeß ein. Dort krümmt sich der ventral gelegene, hohe Rinnenrand dem dorsalen flachen Rinnenrand entgegen. Zum Teil ist er bereits mit ihm verwachsen, so daß ein sehr kurzer, englumiger, hinten blind geschlossener Kanal entstanden ist. Da sich nur die eine Rinnenwand gekrümmt hat, so hat der Kanal zunächst noch halbcylindrische Form. Aus demselben Grunde sind auch die Epithelzellen an der Verwachsungsstelle anfangs ziemlich regellos gruppiert und ordnen sich erst allmählich radial um das Lumen an.

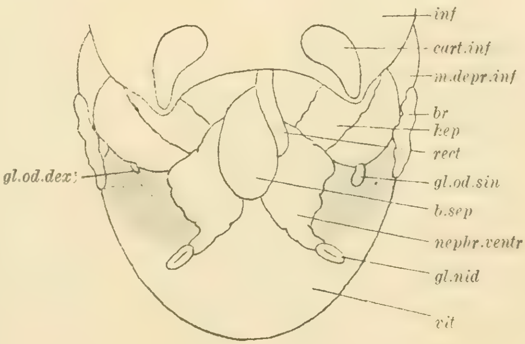


Fig. 23.

Situs des weiblichen Geschlechtsapparates eines *Sepia*-Embryos von 7 mm Ml. Ventralansicht. Kiemenherzen, Pericardialdrüsen und Kiemengefäße sind ganz, die Kiemen zum größten Teile wegpräpariert. 10 : 1. *br*, Kieme; *b.sep*, Tintenbeutel; *cart.inf*, Schließknorpel des Trichters; *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *gl.od.dext*, rechte Anlage der Eileiterdrüse; *gl.od.sin*, linke Anlage der Eileiterdrüse; *hep*, Leber; *inf*, Trichter; *m.depr.inf*, Depressor infundibuli; *nephr.ventr*, ventraler Nierensack; *rect*, Rectum; *vit*, Dottersack.

Die rechte Anlage (Fig. 21 *gl.od.dext*) hat sich in ganz gleicher

Weise umgebildet wie die bleibende linke, indem sich die Epithelrinne einesteils vertiefte, andernteils an ihrem Hinterende zu einem kurzen Kanälchen schloß. Doch damit hat sie den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht. Denn schon jetzt zeigen sich deutliche Degenerationserscheinungen. Das Epithel flacht sich besonders im vorderen rinnenförmigen Teile augenfällig ab, das Plasma nimmt stellenweise blasige Struktur an, und die Kerne sind teils bis zur Hälfte ihrer ursprünglichen Größe geschrumpft. Ihr Inneres ist mit einer hellen Flüssigkeit erfüllt, während sich das Chromatin zu einzelnen Brocken zusammengeballt und der Kernmembran angelagert hat. Wie weit der Reduktionsprozeß fortgeschritten ist, geht daraus hervor, daß die Anlage nur noch halb so lang als auf dem vorigen Stadium ist (vgl. das 7 mm-Stadium Fig. 23).

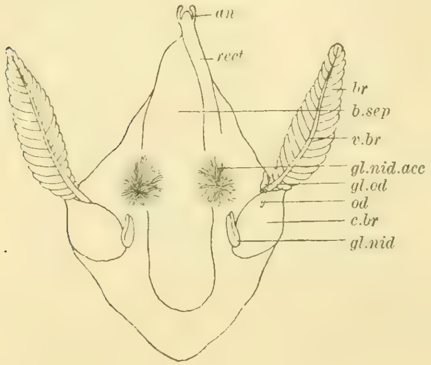


Fig. 24.

Situs des weiblichen Geschlechtsapparates eines *Sepia*-Jugendstadiums von 11 mm Ml. Ventralansicht. 7,5 : 1. *an*, After; *br*, Kieme; *b.sep*, Tintenbeutel; *c.br*, Kiemenherz; *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *gl.nid.acc*, accessorische Nidamentaldrüse; *gl.od*, Eileiterdrüse; *od*, Eileiter; *rect*, Rectum; *v.br*, Vena branchialis.

Während sich auf den bisher untersuchten Stadien nur der vordere Abschnitt des Leitungsweges angelegt hatte, weist ein Stadium von 9 mm Ml. (Fig. 22 und 29) auch die Anlage des hinteren Abschnittes, des Eileiters, auf und ist daher für die Entscheidung der Hauptfrage unsres Themas von besonderer Bedeutung. Ein Embryo dieser Größe hat nur noch einen sehr kleinen äußeren Dottersack. Dafür ist der innere um so mehr angeschwollen. Die dorsalen und ventralen Aussackungen sind größtenteils miteinander verschmolzen, und nur die kopfwärts gerichteten ventralen Aussackungen setzen sich schärfer ab.

An Stelle der halb rinnen-, halb kanalförmigen Ectodermanlage finden wir ein Säckchen ausgebildet (Fig. 22 und 29 *gl.od*), das nur durch einen engen Spalt mit der Kiemenwurzeltasche kommunziert. Die Rinne hat sich demnach völlig zum Kanal geschlossen und sich dann zum Säckchen ausgeweitet. Während die Anlage der Eileiterdrüse bisher ihre Lage am ventralen Rande der medialen Wand der Kiemenwurzeltasche beibehalten hatte, so trifft dies jetzt nur noch für die hintere Hälfte zu. Die vordere Hälfte dagegen ist auf die laterale, jetzt mehr ventrale Wand dieser Tasche verlagert. Da das Ectodermsäckchen bei der Resorption des Dotters wieder in seine ursprüngliche Lage zurückkehrt, so ist diese Erscheinung lediglich auf die gewaltige Schwellung des Dottersackes und die damit verbundene Dehnung der Kiemenwurzeltasche zurückzuführen.

Das Epithel des Säckchens ist einschichtig und zeigt nur insofern eine Differenzierung, als die dem Cölom zugewandte Hälfte wesentlich höher ist als die der Kiemenwurzeltasche zugekehrte, eine Erscheinung, die sich ohne weiteres aus der Konfiguration der vorausgehenden Ectodermrinne erklärt. Das Bindegewebe ist besonders zwischen Säckchen und Cölomwand lebhaft gewuchert und trägt dazu bei, daß sich der erwähnte, ins Cölom vorspringende Wulst immer schärfer ausprägt (Fig. 29).

Ungleich wichtiger als die weitere Ausgestaltung der Eileiterdrüse ist die erste Anlage des Eileiters, die das 9 mm-Stadium zeigt (Fig. 22 u. 29 *od*). Wir finden sie in Form einer kurzen, tiefen Rinne, die vom Cölomepithel gebildet wird und sich direkt an den Wulst des Ectodermsäckchens anschließt. Sie schneidet zunächst in das Hinterende dieses Wulstes ein und setzt ihn dann nach hinten zu in Form zweier dicker Duplikaturen der Cölomwand fort. Während die Rinne vorn sehr tief ist, wird sie hinten immer flacher und verliert sich bald in einer kurzen, wulstartigen Erhebung der Cölomwand. Diese Erscheinung, die auf dem nächsten Stadium noch weit markanter hervortritt, weist darauf hin, daß die Rinnenbildung auf zwei Prozesse zurückzuführen ist, erstens auf eine Auffaltung der Cölomwand, durch die eine wulstartige Erhebung entsteht, und zweitens eine darauf folgende Einfaltung in der Mitte dieses Wulstes. Die Länge der Rinne beträgt 60 μ, die Breite 80 μ. Das Rinnenepithel (Fig. 29) ist etwa doppelt so hoch als das

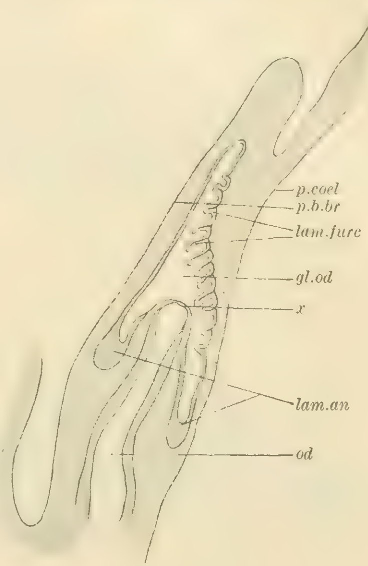


Fig. 25.

Längsschnitt durch die Eileiterdrüse eines Jugendstadiums von *Sepia elegans* von 22 mm Ml. 45 : 1. *gl.od*, Eileiterdrüse; *lam.an*, Ringsystem; *lam.furc*, Gabelsystem; *od*, Eileiter; *p.b.br*, Wand der Kiemenwurzeltasche; *p.coel*, Cölomwand; *x*, Stelle des Durchbruchs zwischen Eileiter und Eileiterdrüse.

angrenzende Cölomepithel, annähernd kubisch gestaltet und enthält basal gestellte, vorwiegend kugelig geformte Kerne.

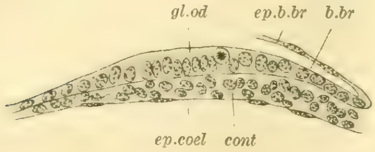


Fig. 26.

Embryo von 1,5 mm Ml.

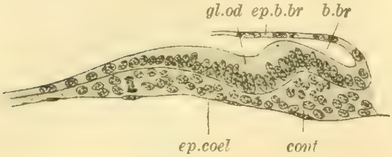


Fig. 27.

Embryo von 2,5 mm Ml.

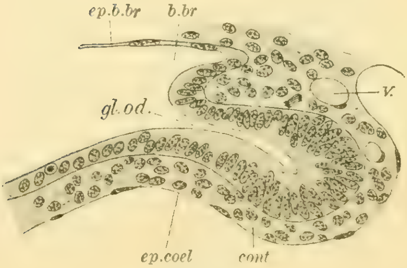


Fig. 28.

Embryo von 5 mm Ml.

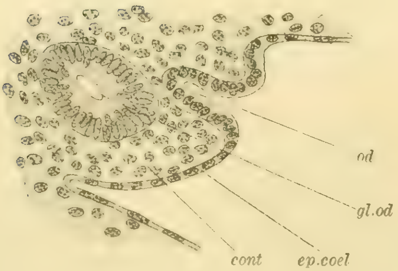


Fig. 29.

Embryo von 9 mm Ml.

Querschnitte durch Entwicklungsstadien des Leitungsweges von *Sepia*. 218 : 1. *b.bs*, Kiemenwurzeltasche; *cont*, Bindegewebe; *con*, Zapfen; *ep.b.br*, Epithel der Kiemenwurzeltasche; *ep.coel*, Cölomepithel; *gl.od*, Anlage der Eileiterdrüse; *v*, Gefäß.

Da das Cölomepithel, aus dem sich die Rinne differenziert hat, mesodermalen Ursprunges ist (Faussek, 1901, S. 118), so ist sie selbst und der aus ihr entstehende Eileiter ein mesodermales Gebilde. Der Eileiter selbst aber, und das ist das Wichtigere, ist ein abgespaltener Teil des Cöloms.

Zur Anlage des Oviducts ist es in der rechten Anlage nicht gekommen. Diese hat sich vielmehr noch weiter reduziert. An einigen Stellen finden sich Häufchen körniger Substanz, die wohl als Zerfallsprodukte der Ectodermanlage zu deuten sind.

Als ältestes Embryonalstadium lag ein Embryo von 11 mm Ml. vor. Der äußere Dottersack eines solchen Stadiums ist bis auf ein winziges Säckchen geschwunden, der innere dagegen noch immer gewaltig entwickelt. An dem Ectodermsäckchen (Fig. 30 *gl.od*) hat sich wenig verändert. Es ist unter Beibehaltung seiner Lage, Form und histologischen Beschaffenheit nur gewachsen und weist jetzt eine Länge von 300 μ und eine größte Weite von 130 μ auf.

Demgegenüber ist die mesodermale Anlage nicht allein bedeutend größer geworden (Länge 210 μ), sondern hat sich auch wesentlich umgestaltet. Wie vorher die Ectodermrinne hat auch sie sich durch Verwachsung ihrer Ränder zum Teil zu einem Kanale geschlossen (Fig. 30 *od*). Entsprechend ihrer ersten Anlage und Entwicklung hat dieser Prozeß am Wulst des Ectodermsäckchens begonnen und ist von da nach hinten fortgeschritten. Vorn ist der Mesodermkanal blind geschlossen, hinten öffnet er sich in die Rinne, die schließlich in die erwähnte wulstartige Auffaltung der Cölomwand ausläuft. Der kanalförmige Abschnitt ist 30 μ, der rinnenförmige 60 μ und der wulstförmige 120 μ lang. Das Lumen des Kanals ist 30 μ weit, also bedeutend enger als das des Ectodermsäckchens. Die Wand des Kanals wird von einem niedrigen Cylinderepithel mit basal gestellten, kugeligen Kernen gebildet.

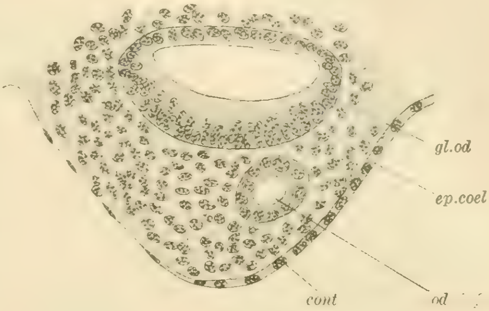


Fig. 30.

Embryo von 11 mm Ml.

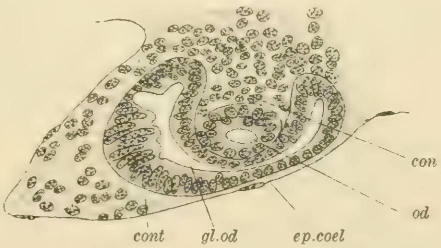


Fig. 31.

Jugendform von 11 mm Ml.

Querschnitte durch Entwicklungsstadien des Leitungswegs von *Sepia*. 218 : 1. Buchstabenbezeichnung siehe Erklärung von Fig. 26—29.

Recht auffällig ist die Lagebeziehung des Mesodermkanals zum Ectodermsäckchen. Während der Eileiter beim geschlechtsreifen Tiere im wesentlichen an der lateralen, der Kiemenwurzeltasche zugekehrten Seite der Eileiterdrüse hinläuft, liegt seine Anlage ausschließlich an der medialen, dem Cölom zugewandten Seite der Eileiterdrüsenanlage (Fig. 30). Die Art, wie sich später die definitive Lage herstellt, wird uns einen interessanten Aufschluß über die Wachstumsbeziehung beider Abschnitte geben.

Bei diesem Stadium finden wir die letzten Reste der reduzierten rechten Anlage, unregelmäßig begrenzte, in deutlicher Schrumpfung begriffene Verdickungskomplexe der Kiemenwurzeltasche.

Ein Jugendstadium von gleichfalls 11 mm Ml. (Fig. 24 und 31) zeigte sowohl in der Ausgestaltung seiner gesamten inneren Organisation, als im besonderen in der Ausbildung seines Leitungsweges gegen das eben beschriebene Stadium einen ganz wesentlichen Fortschritt. Charakteristisch war die völlige Resorption des Dotters. Da sich diese höchstwahrscheinlich allmählich vollzieht, so müssen wir annehmen, daß die vorliegende Jugendform erheblich älter als das zuletzt untersuchte Stadium war.

Das Ectodermsäckchen, das nur wenig gewachsen ist, hat seine ursprüngliche Lage an der medialen Wand der Kiemenwurzeltasche wieder eingenommen, ein Beweis dafür, daß seine Umlagerung nur durch die enorme Anschwellung des inneren Dottersackes herbeigeführt wurde. An seinem Grunde finden wir eine deutlich hervortretende Erhebung (Fig. 31 *con*), in der das blinde Ende des Mesodermkanals liegt. Es ist die Anlage des Zapfens, der nach unsrer früheren Ausführung für den Bau der Eileiterdrüse besonders hohe Bedeutung hat. Da nun dieser Zapfen von der Lateralseite her in das Lumen des Säckchens vorspringt, so ist ganz ausgeschlossen, daß sich der Mesodermkanal in das Säckchen eingestülpt hat; denn dies hätte nach seiner ursprünglichen Lage unbedingt von der Medialseite her geschehen müssen. Aus der Lage des Zapfens geht vielmehr mit unzweifelhafter Sicherheit hervor, daß das Ectodermsäckchen eine große mediale Aussackung (Fig. 31 *gl.od*) gebildet, sich also über den Mesodermkanal hinweggestülpt hat.

Der Mesodermkanal selbst ist bedeutend gewachsen. Er ist bereits 400 μ lang, also länger als die Anlage der Eileiterdrüse. Nach hinten zu setzt er sich nicht mehr in eine scharf abgesetzte Rinne fort, sondern mündet durch einen längs gestellten Spalt in die sekundäre Leibeshöhle.

Im ferneren Verlaufe der Entwicklung wächst sowohl das Ectodermsäckchen, als auch der Mesodermkanal lebhaft fort. Da die Eileiterdrüsenanlage mit ihrem Voderende fixiert ist, so stülpt sie sich dabei immer weiter nach hinten über das blinde Ende des Kanals hinweg und bringt so den Zapfen zu immer schärferer Ausprägung. Der Mesodermkanal wächst gleichfalls nach hinten, und zwar auf das Ovarium zu. Bemerkenswert ist, daß in diesem Falle ein an dem einen Ende geschlossener Kanal mit seinem offenen Ende weiterwächst, während sonst das Umgekehrte die Regel bildet. Die Erklärung hierfür ist wohl darin zu suchen, daß der Kanal nicht als solcher weiterwächst, sondern wie bereits in den Anfangsstadien seiner Bildung eine kurze, sich rasch schließende Rinne vorausgeht, deren Hinterende stets in den Rändern des längs gestellten Mündungsspaltes zu erkennen ist.

Ein Jugendstadium von 22 mm Ml. läßt am blinden Vorderende des Mesodermkanals eine auffällige Abflachung des Epithels erkennen, die sich zugleich auch an der angrenzenden epithelialen Wand des Drüsensäckchens bemerkbar macht (Fig. 25). Nach und nach schwindet das dazwischenliegende Bindegewebe, und die beiden immer dünner werdenden Wände legen sich dicht aneinander. Schließlich zerfallen die Epithelzellen dieses Bereichs vollständig, und die Ränder des Säckchens und Kanals verlöten miteinander, so daß nun der Durchbruch des Oviducts in die Drüse vollzogen ist.

Die histologische Differenzierung des Mesodermkanals, die auf dem Jugendstadium von 11 mm Ml. einsetzt, ist sehr einfach. Sie beruht zunächst in der Entstehung längs gerichteter, leistenförmiger Erhebungen der epithelialen Wand, wodurch das Lumen einen sternförmigen Querschnitt erhält. Die Leisten bilden sich dadurch, daß sich die Zellen einzelner Epithelstreifen bedeutend in die Länge strecken. Da sie dabei ihre basale Anheftung beibehalten, so ist das Wandepithel zunächst noch durchgängig einschichtig. Später beginnt es längs der Leisten zu wuchern und wird hier mehrschichtig. Gleichzeitig ist das Bindegewebe in die Leisten hineingewachsen. Indem schließlich nach demselben Modus sekundäre Leisten entstehen, erhält die Wand des Oviducts einen Bau, wie er uns beim geschlechtsreifen Tiere entgegentritt.

Wichtiger und interessanter ist die etwas früher beginnende histologische Differenzierung der Eileiterdrüsenwand, die höchst charakteristische Bildung der Drüsenlamellen (Fig. 32—37). Sie wird eingeleitet durch die Ausbildung zweier scharf begrenzter Verdickungszonen der epithelialen Wand, einer ringförmigen an der Basis des Zapfens und

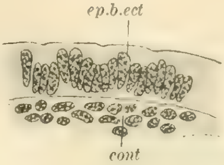


Fig. 32.
Ml. 14 mm.

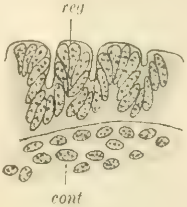


Fig. 33.
Ml. 20 mm.

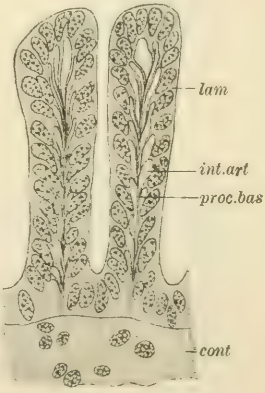


Fig. 34.
Ml. 22 mm.

Querschnitte durch Differenzierungsstadien der Lamellen der Eileiterdrüse von *Sepia*. 420 : 1. ***cont***, Bindegewebe; ***c.int***, Zwischenzelle; ***c.secr***, Secretzelle; ***ep.b.ect***, Epithel des Ectodermsäckchens, ***ep.lam***, Lamellenepithel; ***int.art***, künstlich entstandene Spalte des Epithels; ***lam***, Lamelle; ***nucl.cont***, Bindegewebskern; ***nucl.c.secr***, Kern einer Secretzelle; ***nucl.c.int***, Kern einer Zwischenzelle; ***proc.bas***, basaler Fortsatz; ***reg***, Leiste; ***sept.princ***, Hauptseptum; ***v***, Gefäß.

einer gabelförmigen, die vor dieser gelegen ist und sich von der medialen zur ventralen und dorsalen Wand des Säckchens erstreckt. Wir erkennen in den beiden Verdickungszonen, die im übrigen einschichtig sind, ohne weiteres die Anlagen der beiden Lamellensysteme der Eileiterdrüse. Ihre Lage läßt sich leicht aus der Entstehung des Säckchens herleiten. Bereits die Rinne zeigte in ihrem Mittelstreifen die lebhafteste Zellvermehrung. Bei ihrer Umbildung zum Kanale kam dieser Streifen auf dessen Medialseite zu liegen und bildete darauf auch die mediale Wand des Ectodermsäckchens. Nachdem sich diese weiter über das Vorderende des Mesodermkanals gestülpt hatte, erstreckte sich das Verdickungsfeld auch über den gesamten Zapfen, um sich schließlich in zwei getrennte Bildungszonen aufzuteilen.

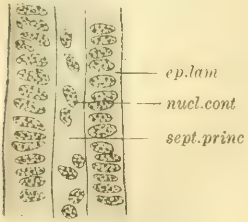


Fig. 35.
Ml. 26 mm.

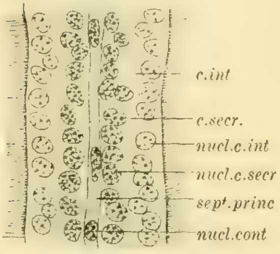


Fig. 36.
Ml. 38 mm.

Die Lamellenbildung beginnt am Grunde des Drüsensäckchens und schreitet von da allmählich distalwärts fort, so daß sich die sehr wichtigen ersten Phasen dieses Vorganges wiederholt beobachten lassen. Da Zellgrenzen nicht wahrzunehmen sind, so kündigen sich diese zunächst nur durch eine eigentümliche Gruppierung der Kerne an. Während diese ursprünglich insgesamt basal gestellt waren, sehen wir jetzt auf Querschnitten (Fig. 32) abwechselnd neben einer Gruppe basal gestellter eine Gruppe peripher gerückter Kerne. Verfolgen wir letztere durch eine Schnittserie, so ergibt sich, daß sie in Reihen stehen, die den Anheftungslinien der Lamellen entsprechen. Bald zeigt sich, daß es sich weniger um eine bloße Kerngruppierung, als vielmehr

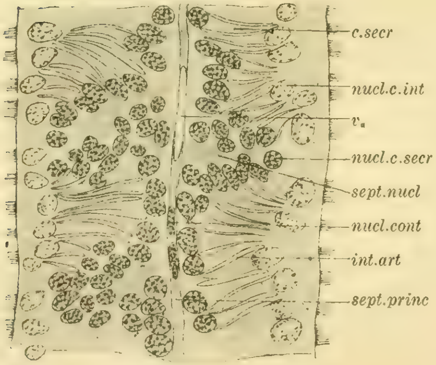


Fig. 37.
Ml. 38 mm.
Querschnitte durch Differenzierungsstadien der Lamellen der Eileiterdrüse von *Sepia*. 420:1. Buchstabenbezeichnung siehe Fig. 32—34 S. 167.

um eine Umformung der Zellen handelt. Die durch die peripheren Kerne gekennzeichneten Epithelstreifen erheben sich mehr und mehr und bilden hohe Leisten, während sich die Zwischenstreifen nicht verändern (Fig. 33). Es hat also eine Streckung der Zellen stattgefunden, die nun unter lebhafter Zellvermehrung rasch fortschreitet. Bereits aus der Stellung der Kerne geht hervor, daß sich die Zellen, welche den freien Rand der Leiste begrenzen, am meisten strecken und die übrigen um so weniger, je näher sie der Basis liegen. Auf einem späteren Stadium, auf dem sich die Zellen infolge der Konservierung zu einem großen Teil isoliert hatten, trat dies noch deutlicher in die Erscheinung (Fig. 34). Die Lamellenzellen, von denen die Randzellen das Sechsfache ihrer ursprünglichen Länge erreicht haben, lassen einen kernführenden Kopfteil und einen lang ausgezogenen Fortsatz erkennen. Da sämtliche Fortsätze bis zur Basis der Lamellen reichen, um sich hier dem Bindegewebe anzuheften, so ist das Epithel trotz der durchgreifenden Umformung einschichtig geblieben.

Auf späteren Stadien ändert sich dies. Das Bindegewebe wächst in Form einer dünnen Scheidewand zwischen die beiden epithelialen Wände der Lamellen ein und drängt dadurch die basalen Enden der langen Epithelzellen nach dem Lumen des Säckchens zu. Auf diese Weise verkürzen sich diese mehr und mehr und nehmen wieder ihre ursprüngliche cylindrische Form an. Da sie sich dabei zugleich senkrecht zur Fläche der Lamellen stellen, so erhalten wir schließlich die definitive Faltenform der Drüsenblätter (Fig. 35).

Nachdem diese dann zu voller Größe herangewachsen sind, beginnt auch die histologische Differenzierung der Epithelzellen in die Secret- und Zwischenzellen. Während die einen zu langen Schläuchen mit basal gestellten Kernen, den Secretzellen, auswachsen, verdicken sich die andern an ihrem peripheren, kernführenden Ende und verschmälern ihren Basalabschnitt (Fig. 36). Indem sie außerdem an ihrer freien Fläche zahlreiche feine Cilien sprossen, werden sie zu den typischen Zwischenzellen. Auffällig ist an diesen der geringe Chromatingehalt der Kerne, der sich später immer mehr reduziert.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung findet eine lebhafte Vermehrung der schlauchförmigen Drüsenzellen statt, die dabei mit ihren peripheren Enden die Zwischenzellen auseinanderdrängen. Außerdem wiederholt sich jetzt der Vorgang, den wir zu Anfang der Lamellenbildung am Epithel der Verdickungszonen beobachteten. Die Kerne gruppieren sich in lamellenförmigen Reihen, die senkrecht zur Basis der Lamellen stehen (Fig. 37 *sept.nucl*). Dabei verändern die Zellen zwar ihre Gestalt, nicht aber ihre Größe. Dies geschieht erst, wenn das bindegewebige Basalseptum Nebensepten in die eigenartigen Gebilde entsendet. Es entsteht dann die Konfiguration des Lamellenepithels, die wir bereits im anatomischen Teile kennen lernten (Fig. 5).

Über die Entwicklung des Leitungsweges liegen keine Untersuchungen vor.

2. Der accessorische Drüsenapparat.

a) Die Nidamentaldrüsen.

Vom accessorischen Drüsenapparat legen sich zuerst die Nidamentaldrüsen an. Wie in ihrem Bau, so zeigen sie auch in ihrer Entwicklung eine geradezu verblüffende Ähnlichkeit mit der Eileiterdrüse, so daß wir uns unter Hinweis auf deren Entwicklung kurz fassen können.

Wie bereits erwähnt, finden wir die ersten Anlagen der Nidamentaldrüsen bei einem Embryo von 5 mm Ml., einem Stadium, auf dem sich die rinnenförmige Anlage der Eileiterdrüse eben zum Kanale schließt. Sie werden durch zwei elliptische Verdickungen des Epithels des Eingeweidesackes gebildet, die ventral von den Hinterenden der beiden ventralen Nierensäcke liegen (vgl. das 7 mm-Stadium Fig. 23 *gl.nid*). Die Längsachsen der Verdickungsfelder konvergieren kopfwärts und bilden miteinander einen stumpfen Winkel von annähernd 120°. Die Länge der Anlage beträgt 300 μ, ihre größte Breite 160 μ. Histologisch gleichen sie vollständig der ersten Anlage der Eileiterdrüse, bilden also ein einschichtiges, in der Mitte hohes, nach den Seiten zu abgeflachtes Epithel ohne wahrnehmbare Zellgrenzen und mit ellipsoiden, basal gestellten Kernen. Wie dort ist zugleich das subepitheliale Bindegewebe in lebhaftem Wachstum begriffen.

Da die Epithelverdickungen dem ectodermalen Epithel des Eingeweidesackes angehören, so sind die Nidamentaldrüsen ectodermale Bildungen.

Auf einem Stadium von 7 mm Ml. (Fig. 23), auf dem die Anlagen nur wenig gewachsen sind, haben sich wie bei der Anlage der Eileiterdrüse in den Längsachsen der Verdickungen rinnenförmige Einsenkungen gebildet, die in der Mitte tief einschneiden und nach vorn und hinten zu flacher werden. Zunächst zeigen noch die Zellen des Rinnengrundes die lebhafteste Vermehrung und die höchste Erhebung. Aber bereits auf einem 2 mm größeren Stadium, auf dem sich die Rinnen über die ganzen Anlagen erstrecken, liegen die Zonen intensivsten Wachstums an den Rinnenrändern (vgl. das 11 mm-Stadium Fig. 38 *marg.sulc.ect*). Dort erhebt sich das Epithel am höchsten und drängen sich die Kerne am dichtesten, am Boden der Rinne dagegen finden sich nur flache Zellen. Dies ist der eine Unterschied gegen das entsprechende Entwicklungsstadium der Eileiterdrüse. Ein andrer hängt damit eng zusammen und betrifft die Form der Rinnen. Während die Rinne der Eileiterdrüse tiefer als breit ist und einen halbelliptischen Querschnitt aufweist, sind die der Nidamentaldrüsen breiter als tief und zeigen einen breit **T**-förmigen Querschnitt.

Die weitere Entwicklung der Anlagen läuft wieder mit der der Eileiterdrüse parallel. Indem die einander entgegenstrebenden Rinnenränder miteinander verwachsen, schließen sich die Rinnen von hinten her zu kurzen Säckchen, deren ventrale Wände von einem hohen, deren dorsale Wände von einem flachen Epithel gebildet werden (Fig. 39 *b.ect*). Ein Unterschied gegen den entsprechenden Prozeß in der Eileiterdrüsenrinne liegt nur darin, daß beide Rinnenränder gleichmäßig beteiligt sind. Während dieses Vorganges hat sich das Bindegewebe zunächst von der dorsalen Seite der Rinnen nach deren seitlichen Rändern und weiter auf die ventrale Seite der Säckchen gedrängt, so daß es sich schließlich nach lebhafter Wucherung in dicker Schicht zwischen die Anlagen und die Wand des Eingeweidesackes schiebt (Fig. 39).

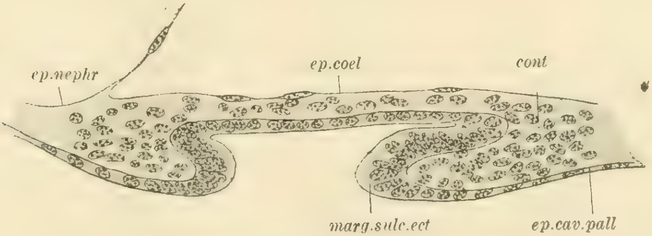


Fig. 38.

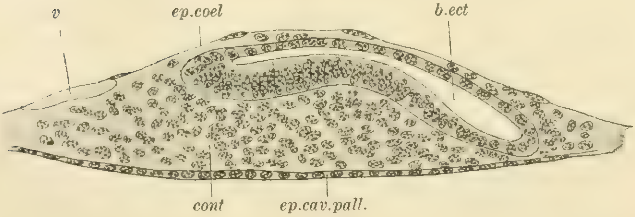


Fig. 39.

Fig. 38 und 39. Querschnitte durch die Anlage der Nidamentaldrüse bei einem *Sepia*-Embryo von 11 mm Ml. 218 : 1. *b.ect*, Ektodermsäckchen; *cont*, Bindegewebe; *ep.cav.pall*, Epithel der Mantelhöhle; *ep.coel*, Cölomepithel; *ep.nephr*, Epithel des Nierensackes; *marg.sulc.ect*, Rand der Ektodermrinne; *v*, Gefäß.

Die Lamellenbildung vollzieht sich im wesentlichen wie in der Eileiterdrüse. Die Verdickungszonen, aus denen sich die Drüsenblätter differenzieren, werden durch die Epithelverdickungen der ventralen Wände gebildet, die sich hinten außerdem noch ein Stück auf die dorsalen Wände fortsetzen. Wie bei der Eileiterdrüse beginnt der Prozeß am Hinterende der Säckchen. Er ist jedoch etwas modifiziert. Auf Querschnitten macht das gleichmäßig hohe Epithel zunächst den Eindruck, als sei es mehrschichtig geworden. Denn es liegen vier oder fünf Kernschichten übereinander. Bei genauerem Zusehen aber läßt sich erkennen, daß sich die Kerne ebenfalls in lamellenförmigen Reihen gruppiert haben. Obwohl sich's auch auf späteren Stadien nicht direkt nachweisen läßt, so ist doch anzunehmen, daß die Umlagerung der Kerne nur die Folge einer differenten Streckung der Epithelzellen ist, und daß diese dabei ihre basale Anheftung beibehalten haben. Einen Anhalt dafür bietet die Stellung der Kerne. Ganz wie in den entstehenden Lamellen der Eileiterdrüse neigen sie sich nach innen und basalwärts, so daß wir auch eine ähnliche Stellung der Zellen vermuten dürfen. Der einzige Unterschied gegen den Vorgang im Eileiterdrüsensäckchen würde demnach in einer Verzögerung der äußeren Aufspaltung des Epithels in die innerlich bereits vorgebildeten Lamellen liegen.

Merkwürdig ist, daß die Bildung der Lamellen der beiden Gabelschenkel zunächst im wesentlichen auf die Ventralseite beschränkt bleibt, während sich diese Drüsenblätter im ausgebildeten Zustande von der Ventralseite zur Dorsalseite spannen. Spätere Stadien zeigen, wie die Lamellen bei ihrem Wachstum nach und nach auf die Seitenwände und von da auf die Dorsalwände der Drüsensäcke rücken. Da das flache Epithel, das bereits die dorsale Wand der Ectodermrinne bildete, während der lebhaften Bildungsprozesse im Bereich der Lamellen nur wenig Zellteilungen aufweist, sich vielmehr nur noch mehr abflacht, so ist wohl anzunehmen, daß es sich überhaupt nicht an der Lamellenbildung beteiligt. Es wächst im wesentlichen in die Länge, dagegen nur wenig in die Breite und bildet so von vornherein nichts weiter als den Grenzstreifen, der beide Schenkel der Lamellengabel trennt. Auf der Ventralseite wird ein solcher Grenzstreifen erst sekundär durch Auseinanderweichen der Lamellen gebildet.

Die weiteren Vorgänge bis zur Ausbildung der definitiven Drüsenlamellen decken sich vollständig mit den bei der Eileiterdrüse beschriebenen Prozessen.

b) Die accessorische Nidamentaldrüse.

Die accessorische Nidamentaldrüse legt sich später an als die Nidamentaldrüsen und bildet so das letzte Glied in der Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates. Wir begegnen ihr zuerst bei einem Embryo von 9 mm Ml. Dieses Stadium, auf dem sich der mesodermale Abschnitt des Leitungsweges anlegt und die Nidamentaldrüsen die Form kleiner Säckchen angenommen haben, hat auf der Ventralseite seines Eingeweidesackes ein Stück vor den Nidamentaldrüsen zwei annähernd kreisrunde Epithelverdickungen ausgebildet, welche die Anlagen der accessorischen Nidamentaldrüse darstellen (Fig. 22 *gl.nid.acc*). Ihr Durchmesser beträgt 340 μ. Da das Epithel des Eingeweidesackes ectodermalen Ursprunges ist, so ist die accessorische Nidamentaldrüse gleich der Eileiterdrüse und den Nidamentaldrüsen ein ectodermales Gebilde. Hervorzuheben ist, daß sie sich, obgleich später eine einheitliche Drüse bildend, paarig anlegt. Es ergibt sich daraus, daß die Zweizahl der accessorischen Nidamentaldrüse, wie sie *Loligo* und *Rossia* zeigen, phylogenetisch älter als die Einzahl ist.

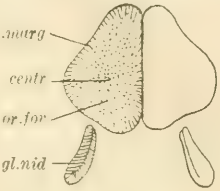


Fig. 40.
Ml. 14 mm.

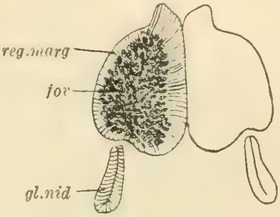


Fig. 41.
Ml. 16 mm.

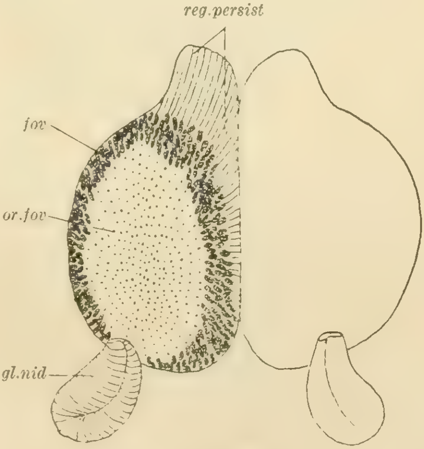


Fig. 42.
Ml. 20 mm.

Entwicklungsstadien der accessorischen Nidamentaldrüse von *Sepia elegans*. Ventralansichten. 8 : 1. *centr*, Differenzierungscentrum; *fov*, Grübchen; *gl.def*, definitive accessorische Nidamentaldrüse: *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *or.form*, entstehende Mündung eines Grübchens; *pl.or*, Mündungsfeld; *proc.lat*, lateraler Fortsatz; *proc.med*, medianer Fortsatz; *reg.marg*, Leiste der Randzone; *reg.persist*, Leisten, die sich nicht am Aufbau der Drüse beteiligen.

In histologischer Beziehung (Fig. 48) unterscheiden sich die Anlagen von vornherein typisch von den bisher untersuchten ectodermalen Bildungen und weisen so schon jetzt auf eine andersartige Weiterentwicklung hin. Ihr Epithel ist gleichmäßig hoch und besteht aus kubischen Zellen mit großen kugeligen

Kernen. Das subepitheliale Bindegewebe ist zunächst noch schwach entwickelt.

Während sich die Ectodermverdickungen auf einem Embryonalstadium von 11 mm Ml. nur allseitig vergrößert, histologisch dagegen nicht verändert haben, kommt es auf einem ebenso großen Postembryonalstadium zur Ausbildung eines äußerst charakteristischen Leistensystems (Fig. 24 *gl.nid.acc*). Die zahlreichen, zunächst noch sehr niedrigen Leisten strahlen sämtlich von einem Punkte aus, der etwas hinter der Mitte jeder Anlage liegt. Sie verlaufen leicht gekrümmt und verzweigen sich zum Teil in einiger Entfernung vom Rande der Anlage in zwei bis drei weitere Leisten.

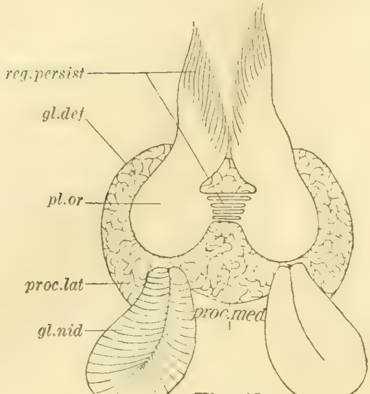


Fig. 43.
Ml. 30 mm.

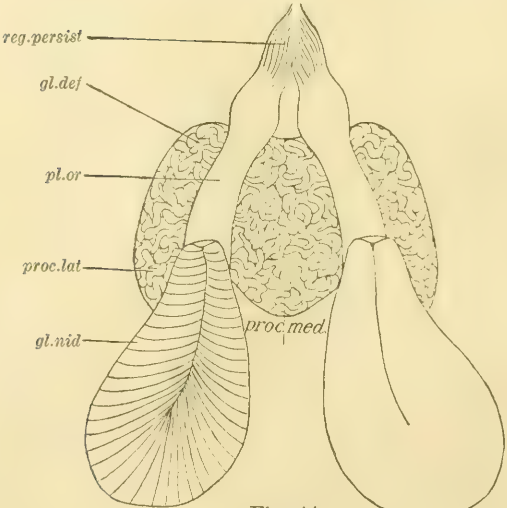


Fig. 44.
Ml. 38 mm.

Entwicklungsstadien der accessorischen Nidamentaldrüse von *Sepia elegans*. Ventralansichten. 6:1. Buchstabenbezeichnung siehe Fig. 40—42 S 173.

Der histologische Prozeß ist derselbe wie bei der Lamellenbildung der Eileiterdrüse, besteht also in einer Streckung reihenförmig gruppierter Zellen (Fig. 49 *reg*). Das Bindegewebe ist in lebhaftem Wachstum begriffen.

Einen wesentlichen Fortschritt in der Entwicklung der accessorischen Nidamentaldrüse zeigt eine Jugendform von 14 mm Ml. Die beiden Anlagen (Fig. 40, 45 und 50) haben jetzt eine Länge von 2 mm und eine Breite von 1,5 mm, berühren sich in der Medianebene und reichen hinten bis an die Nidamentaldrüsen, vorn bis an die vordere Grenze des Eingeweidesackes. Der Form nach bilden sie zwei

Ovale, deren breiter Hinterrand da, wo er an die Nidamentaldrüsen grenzt, eine sanfte Einbuchtung zeigt. Die Umbildung der Anlagen läßt sich zum Teil bereits makroskopisch erkennen. An Stelle der Epithelleisten finden wir mit Ausnahme der Randstreifen zwei gleichmäßig hohe Epithelfelder vor, auf denen zahlreiche reihenweise angeordnete Poren münden (Fig. 40 *or.fov*). Auffallend ist, daß diese Reihen genau so gruppiert sind, wie die vorher vorhandenen Leisten.

Wie die histologische Untersuchung ergibt, bilden die Poren die Mündungen ebenso vieler flaschenförmiger Grübchen. Da sich aus diesen die Tubuli der accessorischen Nidamentaldrüsen entwickeln, so ist es von besonderem Interesse, ihre Entstehung festzustellen. Zu diesem Zwecke studieren wir die Randzonen der beiden Anlagen. Betrachten wir diese genauer (Fig. 45), so erkennen wir zunächst, daß sich an jede der zwischen den Leisten verlaufenden Rinnen eine Porenreihe anschließt, ja einzelne Rinnen sogar direkt in einem Porus enden (Fig. 45 *y*). Läßt dies schon vermuten, daß die Poren Reste der Rinnenöffnung darstellen, so weist die äußerst charakteristische Umbildung der Leisten selbst noch deutlicher darauf hin. Diese haben sich an ihrem freien Rande verdickt, und zwar derart, daß eine lange, starke Verdickung mit einer kurzen, schwachen alterniert. In der Aufsicht erscheinen erstere als Ausbuchtungen, letztere als Einschnürungen des freien Leistenrandes (Fig. 45 *co.reg.* und *or.form*).

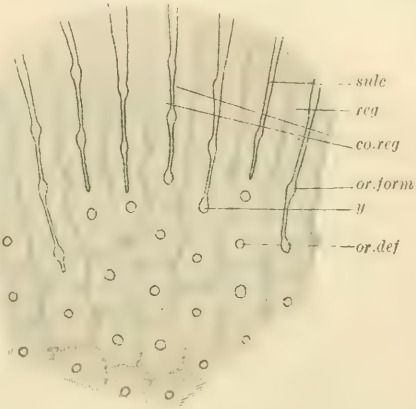


Fig. 45.

Aufsicht auf die Randzone der accessorischen Nidamentaldrüse eines Jugendstadiums von *Sepia elegans* von 14 mm Ml. 75 : 1. *co.reg*, Leistenverdickung; *or.def*, fertige Mündung eines Grübchens; *or.form*, entstehende Mündung eines Grübchens; *reg*, Leiste; *sulc*, Furche; *y*, Porus am Ende einer Rinne.

In jeder Rinne wachsen nun immer je zwei der vorspringenden Randverdickungen einander entgegen, verschmelzen und bilden ein kleines Epithelfeld, während sich je zwei Einschnürungen zu einem Porus vereinigen (Fig. 50). Der einmal eingeleitete Wachstumsprozeß schreitet dann von außen nach innen fort. Wo die Zellen der einander entgegenwachsenden Rinnenwände zusammentreffen, verschmelzen sie zunächst auf eine kurze Strecke, lösen dann hier ihren bisherigen epithelialen Verband und ordnen sich dem neuen Lumen zu. Indem sich dieser Prozeß bis zum Grunde der Rinne fortsetzt, entstehen die flaschenförmigen Grübchen, die wir kennen lernten.

Bemerkenswert ist, daß sämtliche Epithelzellen trotz dieser Komplikation noch immer der ursprünglichen Basis aufsitzen. Sie ziehen sich daher wie die Zellen der Drüsenlamellen der Eileiterdrüse und der Nidamentaldrüsen in mehr oder weniger lange Fortsätze aus (Fig. 50 *proc.bas*), die sich bei der Konservierung voneinander trennen und daher auf Schnitten sehr deutlich sichtbar werden. Das Bindegewebe ist unterdessen von zahlreichen Capillaren durchsetzt worden, die auch gegen die Basis des Epithelfeldes vordringen. Da ihnen das Bindegewebe stellenweise folgt (Fig. 50), so beginnt bereits hier und da die Ausbildung der bindegewebigen Scheidewände, welche später die Drüsenschläuche voneinander trennen.

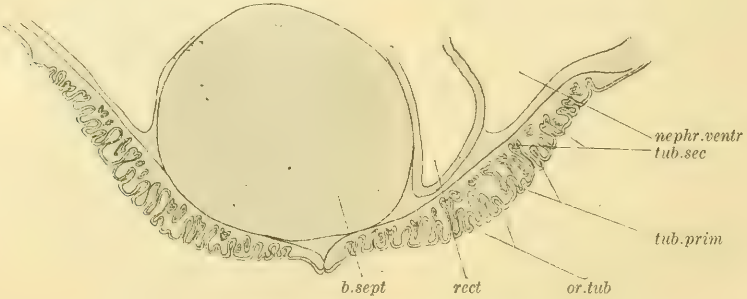


Fig. 46.

Querschnitt durch die accessorische Nidamentaldrüse eines Jugendstadiums von *Sepia elegans* von 14 mm Ml. 26, 25 : 1. *b.sep*, Tintenbeutel; *nephr.ventr*, ventraler Nierensack; *or.tub*, Mündung eines Drüsenschlauches; *rect*, Rectum; *tub.prim*, Primärschlauch; *tub.sec*, Sekundärschlauch.

Im Mittelfelde des Ectodermovals ist ein weiterer Fortschritt zu verzeichnen (Fig. 46 und 51). Dort haben sich die Grübchen nach innen zu verlängert und sind zu kurzen Schläuchen, den Primärschläuchen, geworden. Diese haben weiter an ihrem Hinterende drei bis vier kleine Sekundärschläuche gesproßt (Fig. 51 *tub.sec*), die zusammen mit den Primärschläuchen später zu den Ausführungsgängen der Drüsenkanälchen werden. Zugleich ist zu beobachten, daß sich die langausgezogenen Epithelzellen langsam, aber stetig verkürzen und besonders in den basalen Teilen der Schläuche zu einem gleichmäßig hohen Epithel formieren.

Betrachten wir die Anlagen der accessorischen Nidamentaldrüse bei einem Jugendstadium von 20 mm Ml., so fällt besonders auf, daß sie bedeutend höher geworden sind und sich jetzt polsterartig über die Fläche des Eingeweidesackes erheben. Die sanften Einbuchtungen der Hinterränder sind zu deutlichen Einschnitten geworden, in welche die Vorderenden der Nidamentaldrüsen einspringen (Fig. 42). Auf diese Weise leitet sich bereits die Ausbildung der im anatomischen Teile beschriebenen Fortsätze der accessorischen Nidamentaldrüse ein. Da die Nidamentaldrüsen ihre Lage beibehalten haben, so sind ihre Vorderenden einfach beiderseits von den Anlagen umwachsen worden und dadurch die Einschnitte entstanden. Zwischenstadien ergeben, daß dies intensive Wachstum in einer fortgesetzten Verlängerung und Umbildung der ursprünglich vorhandenen Epithelleisten besteht (Fig. 41 *reg.marg*).

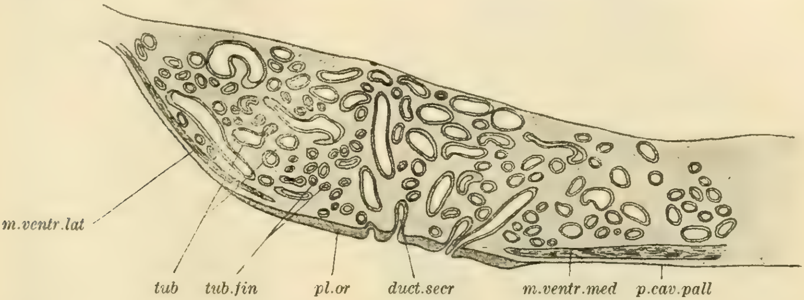


Fig. 47.

Querschnitt durch die accessorische Nidamentaldrüse eines Jugendstadiums von *Sepia elegans* von 30 mm Ml. 26, 25 : 1. *duct.secr*, Ausführungsgang eines Drüsenschlauches; *m.ventr.med*, medianer Teil der ventralen Muskelplatte; *m.ventr.lat*, lateraler Teil der ventralen Muskelplatte; *p.cav.pall*, Wand der Mantelhöhle; *pl.or*, Mündungsfeld der accessorischen Nidamentaldrüse; *tub*, Drüsenschlauch; *tub.fin*, Endschlauch.

Als wichtigste Differenzierung tritt uns aber auf diesem Stadium die Bildung der eigentlichen Drüsenschläuche entgegen (Fig. 52 *tub.secret*). Sie entstehen als kugelige Aussackungen am Hinterende der Sekundärschläuche, setzen sich ziemlich scharf von diesen ab und zeichnen sich durch ein hohes Epithel aus. Deutlich läßt sich erkennen, daß sie dabei die ehemalige Basis parallel geschichteten Bindegewebes durchbrechen und in ein neu gebildetes reticuläres Bindegewebe hineinwachsen, das reich mit Blut durchtränkt ist (Fig. 52). Die Verkürzung der Epithelzellen der Ausführungsgänge, die zahlreiche feine Cilien gesproßt haben, ist fortgeschritten, aber noch nicht beendet. Gleichzeitig sind die bindegewebigen Zwischenwände weiter nach außen vorgedrungen.

Ehe wir zu der eigenartigen Umformung dieses Entwicklungsstadiums der Drüse zu ihrer definitiven Form übergehen, sei noch auf eine höchst merkwürdige Erscheinung hingewiesen. Bereits auf einem Jugendstadium von 16 mm Ml. zeigen die beiden Drüsenovale mit Ausnahme ihrer Randzonen eine dunkle, fast schwarze Färbung und erscheinen, bei schwacher Vergrößerung betrachtet, wie von zahlreichen dunklen Pfropfen durchsetzt (Fig. 41). Die Ursache liegt darin, daß sich die Schläuche prall mit Seesand und Tintenbeutelsecret angefüllt haben. Mit fortschreitendem Wachstum verdunkeln sich mit Ausnahme eines vorderen und medialen Streifens (Fig. 42 *reg.persist*) auch die Randzonen, während sich die Mitte des Drüsenfeldes vom Centrum der Porenreihen aus gleichzeitig auflichtet. Bei einem Jugendstadium von 20 mm Ml. beschränkt sich die Erscheinung nur noch auf die Randzonen (Fig. 42) und bei einem Stadium von 25 mm Ml. auf einen schmalen Streifen am vorderen Ende der Anlagen. Die Körnchen erfüllen sowohl die Primär- als auch die Sekundärschläuche, dringen dagegen nicht in die Anlagen der eigentlichen Drüsenschläuche ein.

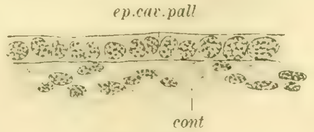


Fig. 48.

Ml. 9 mm.

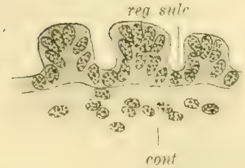


Fig. 49.

Ml. 11 mm.

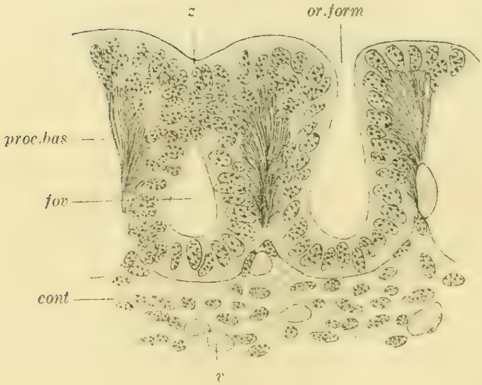


Fig. 50.

Ml. 14 mm.

Querschnitte durch Entwicklungsstadien der accessorischen Nidamentaldrüse von *Sepia elegans*. 373 : 1. *cont*, Bindegewebe; *ep.cav.pall*, Epithel der Mantelhöhle; *fov*, Grübchen; *nucl.cont*, Bindegewebskern; *or.form*, entstehende Mündung eines Grübchens; *proc.bas*, basaler Fortsatz; *reg*, Leiste; *sulc*, Furche; *tub.prim*, Primärschlauch; *tub.sec*, Sekundärschlauch; *tub.secret*, eigentlicher Drüsenschlauch; *v*, Gefäß; *z*, Stelle der Verwachsung benachbarter Rinnenränder.

Im konservierten Zustand macht das Epithel dieser Schläuche den Eindruck, als sei es durch die Kieselkörnchen verletzt und teilweise sogar zerstört worden. Doch dies ist wahrscheinlich erst bei der

Konservierung infolge der mit dieser verbundenen Kontraktion eingetreten. Denn anderseits haben die Epithelzellen noch während ihrer Berührung mit den Körnchen zahlreiche Cilien entwickelt. Sehr wahrscheinlich schlagen diese von innen nach außen und befördern auf diese Weise die Körnchen wieder in die Mantelhöhle. Dadurch erklärt sich auch, daß die Auflichtung in radiärer Richtung fortschreitet. Denn wie die Bildung der Epithelleisten und der Grübchen und deren Umformung zu Schläuchen usw., so beginnt auch die Ausbildung und Funktion der Cilien in dem Punkte, an dem die Anlage zuerst auftrat, und schreitet von da in radiärer Richtung fort. Da die Schläuche beim ersten Auftreten der Kieselkörnchen noch keine Cilien besitzen, so sind die Fremdkörper wahrscheinlich durch die Atembewegungen des Mantels in sie hineingepreßt worden.

Ich habe vergeblich versucht, den Zweck zu ergründen, den diese Einwanderung von Fremdkörpern in die sich entwickelnde Drüse

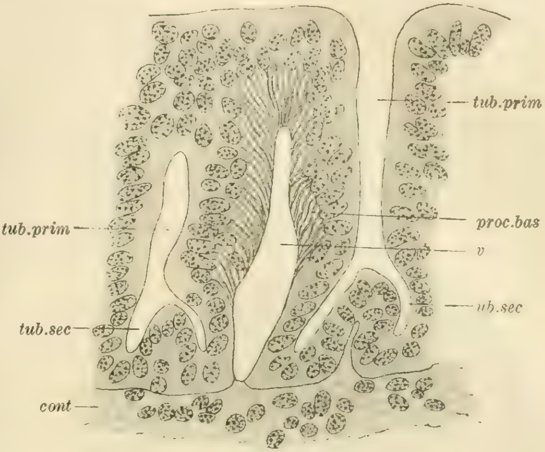


Fig. 51.
Ml. 14 mm.

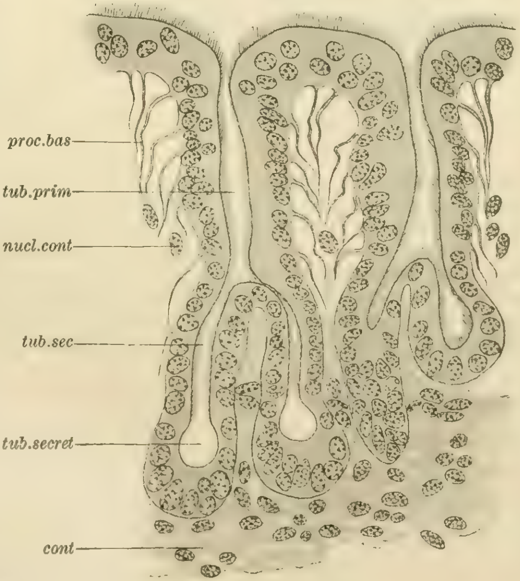


Fig. 52.
Ml. 20 mm.

Querschnitte durch Entwicklungsstadien der accessorischen Nidamentaldrüse von *Sepia elegans*. 373:1. Buchstabenbezeichnung siehe Erklärung von Fig. 48—50.

haben kann. Wahrscheinlich hat dieser Vorgang, wie so manches in der Natur, worüber wir uns vergeblich den Kopf zerbrechen, überhaupt keinen Zweck. Er ist lediglich die notwendige Konsequenz des Aufenthalts der Tiere auf dem sandigen Meeresboden, der Bewegung des Mantels und des Baues der Anlage und hat für die junge *Sepia* nur die Bedeutung einer Entwicklungshemmung. Daß die Anlage diese so gut überwindet, hat anscheinend seinen wichtigsten Grund in der bei unsrer Untersuchung wiederholt nachgewiesenen außerordentlich hohen Plasticität der Epithelzellen.

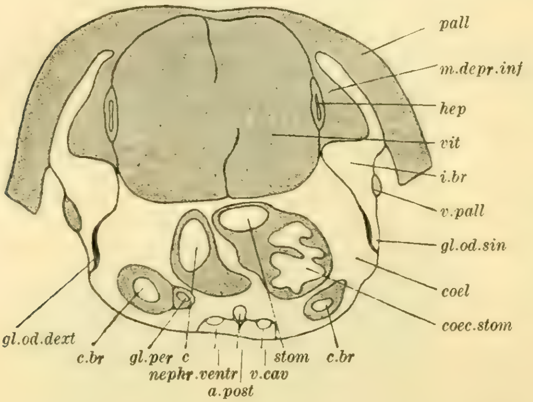


Fig. 53.

Querschnitt durch den Eingeweidesack eines *Loligo*-Embryos von 2 mm Ml. 45 : 1. *a.post*, Aorta posterior; *c*, Herz; *c.br*, Kiemenherz; *coel*, Cölom; *coec.stom*, Magenblindsack; *gl.od.dext*, rechte Anlage der Eileiterdrüse; *gl.od.sin*, linke Anlage der Eileiterdrüse; *gl.per*, Pericardialdrüse; *hep*, Leber; *i.br*, Raum zwischen Kiemenband und Eingeweidesack; *m.depr.inf*, Depressor infundibuli; *nephr.ventr*, ventraler Nierensack; *pall*. Mantel; *stom*, Magen; *v.cav*, Vena cava; *v.pall*, Mantelvene; *vit*, Dottersack.

Es ist außerdem möglich, daß eine phylogenetisch ältere Form als Reaktion gegen den Reiz der eindringenden Fremdkörper das Epithel der Anlage mit Cilien versah. Denn es ist immerhin merkwürdig, daß sich diese auf die äußeren, von dem Eindringen der Körnchen betroffenen Epithelbezirke beschränkt.

Nachdem diese Entwicklungshemmung beseitigt ist, setzt ein lebhaftes Wachstum der drüsigen Schlauchabschnitte ein. Sie verlängern sich rasch, verzweigen sich und erweitern zugleich ihr Lumen. Zunächst wachsen sie wie die Primärschläuche nach innen zu, werden aber dann durch die Wände der Nierensäcke gezwungen, nach der Seite umzubiegen. In ihrem weiteren Wachstum folgen sie offenbar immer der Richtung des geringsten Widerstandes und füllen so nach und nach alle die Räume aus, die bisher das immer lockerer gewordene Bindegewebe einnahm. Die Folge davon ist, daß sie sich in allen möglichen Richtungen miteinander verschlingen und in ihrer Gesamtheit schließlich ein unentwirrbares Durcheinander langer Schläuche darstellen (Fig. 47). Indem sie von den vorderen, lateralen und hinteren Rändern der Drüsenovale aus peripherwärts vordringen, vergrößern sie die Anlage, indem sie von den medialen Rändern aus einander entgegenwachsen und sich miteinander verschlingen, verwischen sie mehr und mehr den paarigen Charakter der Anlage, und es entsteht schließlich eine innerlich völlig einheitlich gebaute Drüse (Fig. 43).

Demgegenüber kommt es durch einen sehr interessanten Vorgang zu einer immer schärferen Trennung der ursprünglich einander berührenden Mündungsfelder (Fig. 43 und 44 *pl.or*). Sowohl lateral von jedem Mündungsfeld, als auch zwischen beiden, entwickeln sich nach und nach ziemlich dicke Muskelplatten (Fig. 47 *m.ventr.lat.* und *m.ventr.med*). Sie liegen dicht unter dem Epithel des Eingeweidesackes, dringen infolge lebhaften Wachstums von beiden Seiten gegen die kurzen Ausführungskanäle vor und drängen sie schließlich immer enger und enger zusammen. Infolgedessen verkleinern sich die Mündungsfelder, trennen sich und nehmen zunächst die Gestalt zweier Kreisflächen an, die nach vorn in flügelartige Fortsätze auslaufen und in der Mediane durch querverlaufende Epithelleisten verbunden sind (Jugendstadium von 30 mm Ml. Fig. 43). Bei einem Tier von 38 mm Ml. sind die Mündungsfelder bereits zu breiten Streifen geworden, die nur vorn eine kreisförmige Verbreiterung zeigen (Fig. 44), und schließlich werden sie zu dem gebogenen, nach vorn verschmälerten Streifen, die wir im anatomischen Teile kennen lernten.

In den Epithelleisten, die teils die Mündungsfelder verbinden, teils nach vorn ausstrahlen (Fig. 43 und 44 *reg.persist*), erkennen wir leicht die Leisten der vorderen und medianen Randstreifen, welche sich an der weiteren Differenzierung nicht beteiligten. Sie verstreichen später, ohne zum Aufbau der Drüse beigetragen zu haben.

Verfolgen wir die histologische Differenzierung, so beobachten wir zunächst, wie sich das ursprünglich cylindrische Epithel der eigentlichen Drüsenschläuche nach der Mündung zu mehr und mehr abflacht und schon auf einem Stadium von 30 mm Ml. in den distalen Abschnitten aus annähernd kubischen Zellen besteht. Demgegenüber wird das Epithel der Ausführungsgänge zu einem hohen, flimmernden Cylinderepithel, das sich nach außen zu auf das Mündungsfeld fortsetzt, hier aber mehrschichtig wird und außerdem vereinzelte Schleimzellen enthält. Je mehr die Mündungsfelder zusammengedrängt werden, desto höher wird ihr Epithel, desto schärfer heben sie sich von dem Eingeweidesacke ab (Fig. 47 *pl.or*). Nachdem sich auch noch das Bindegewebe zu der im anatomischen Teile beschriebenen Form differenziert hat, hat die accessorische Nidamentaldrüse ihren definitiven Bau erreicht (Fig. 18).

Auch über die Entwicklung des accessorischen Drüsenapparates sind keine systematischen Untersuchungen angestellt worden. Dagegen finden wir in Brocks Arbeit »Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden« (1879) eine Anzahl recht bemerkenswerter Beobachtungen.

Von den Nidamentaldrüsen stellt er lediglich fest, daß die Lamellen auf einem Stadium, auf dem sie nur wenig in das Lumen der Drüse vorspringen, »mit einem nur einschichtigen, niedrigen Zylinderepithel bekleidet sind« (S. 83).

Ausführlicher sind seine Angaben über die Entwicklung der accessorischen Nidamentaldrüse. Vor allem gibt er eine treffende Beschreibung des Grübchenstadiums, des jüngsten Stadiums, das er untersuchte (S. 86 u. 87, Fig. 28 bis 30) und stellt auch die Umbildung dieses Stadiums zur definitiven Drüse in ihren Grundzügen richtig dar (S. 84 u. 88). Dagegen trifft seine Behauptung, daß die Grübchen (»Kanälchen«) »durch Erhebung einer Anzahl mit Epithel bekleideter Bindegewebssepten« entstehen, nicht zu. Ebensowenig bildet sich ein neues Epithelfeld sekundär, nachdem die »Kanälchen« bereits angelegt sind. Doch sind diese Irrtümer weniger auf falsche Beobachtung, als vielmehr darauf zurückzuführen, daß Brock die ersten, wichtigsten Stadien nicht untersuchen konnte.

II. Der typische Entwicklungsverlauf.

Um festzustellen, inwieweit die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates von *Sepia* typisch für die Myopsidenfamilie ist, vergleichen wir einige wichtige Entwicklungsstadien von *Loligo* und *Sepiola* mit ihr.

Ein *Loligo*-Embryo von 2 mm Ml. zeigt auf beiden Seiten des Eingeweidesackes ganz ähnliche ectodermale Verdickungsstreifen, wie wir sie bei *Sepia* kennen lernten (Fig. 53 *gl.od.sin.* und *gl.od.dext*). Sie liegen am ventralen Rande des Kiemenbandes und reichen vorn bis zur Kiemenwurzel, so daß sie im weiteren Verlaufe der Entwicklung noch wesentlich nach vorn wachsen. Beide Anlagen sind gleich groß. Ihre Länge beträgt 120 μ, ihre Breite 80 μ. Wie bei *Sepia* ist das Epithel der Anlage in der Mitte am höchsten und flacht sich nach den Rändern zu allmählich ab. Da jedoch die höchsten Zellen erst kubische Form haben, so handelt es sich offenbar um ein sehr frühes Entwicklungsstadium der Eileiterdrüse. In Übereinstimmung mit dem entsprechenden *Sepia*-Stadium steht schließlich, daß vom accessorischen Drüsenapparate noch nichts angelegt ist.

Bei einem Jugendstadium von 18 mm Ml. (wahrscheinlich *Loligo marmorae*) hat sich vom Leitungsweg auch der Eileiter angelegt (Fig. 54). Die Anlage der Eileiterdrüse bildet ein der Lateralseite des Kiemenherzens dicht angeschmiegtes, langgestrecktes Säckchen, dessen Ventralseite sich nahe dem Hinterende nach innen zu vorstülpt. Hier liegt das noch blind geschlossene Vorderende des Eileiters, der die Form eines **S**-förmigen Kanälchens hat und an seinem Hinterende durch einen Spalt mit dem Cölom kommuniziert (Fig. 54 *od*). So bildet dieses Stadium des Leitungsweges eine vollkommene Analogie zu dem 11 mm-Stadium von *Sepia* und berechtigt uns zu der Vermutung, daß auch ganz ähnliche Entwicklungsprozesse zu dieser Bildung führten. Nidamentaldrüsen und accessorische Nidamentaldrüsen sind bereits vorhanden, jene in Gestalt zweier lang ausgezogener Säckchen, diese als zwei halbkreisförmige Ectodermplatten mit grübchenförmigen Vertiefungen, so daß wir auch für den accessorischen Drüsenapparat auf eine ähnliche Entwicklung schließen dürfen.

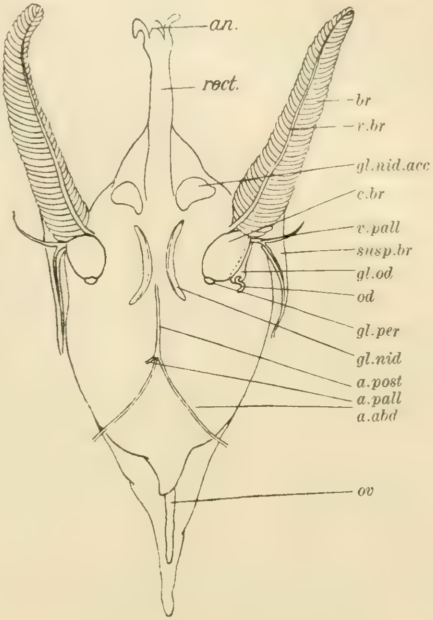


Fig. 54.

Situs des weiblichen Geschlechtsapparates eines *Loligo*-Jugendstadiums von 18 mm Ml. Ventralansicht. 6 : 1. *an*, After; *a.abd*, Abdominalarterie; *a.pall*, Mantelarterie; *a.post*, Aorta posterior; *br*, Kieme; *c.br*, Kiemenherz; *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *gl.nid.acc*, accessorische Nidamentaldrüse; *gl.od*, Eileiterdrüse; *gl.per*, Pericardialdrüse; *od*, Eileiter; *ov*, Ovarium; *rect*, Rectum; *susp.br*, Kiemenband; *v.br*, Kiemenvene; *v.pall*, Mantelvene.

Von *Sepiola* standen nur einige Postembryonalstadien zur Verfügung. Das jüngste Stadium, das vorlag, hatte eine dorsale Mantellänge von 2 mm und war offenbar noch nicht lange geschlüpft. Von Interesse ist zunächst, daß auf dieser Entwicklungsstufe neben einer bleibenden linken noch deutliche Reste einer ectodermalen rechten Anlage nachzuweisen sind, so daß also auch hier die Eileiterdrüsen auf beiden Seiten entstehen (Fig. 55 *rec.sem.dext*). Weiter ist phylogenetisch wichtig, daß beide Anlagen ganz wie bei *Sepia* in relativ weiten und tiefen

Kiemenwurzeltaschen liegen, obwohl der definitive Leitungsweg überhaupt keine Beziehung mehr zu dieser später nur äußerst schwach entwickelten Tasche hat. Die linke Anlage besteht in einem Säckchen, das sich am ventralen Rande der Tasche erstreckt, fast so lang wie diese ist und vorn durch einen weiten Spalt mündet (Fig. 55 *rec.sem.sin*). Es hat große Ähnlichkeit mit dem Ectodermsäckchen bei *Sepia*, ist aber relativ viel gewaltiger entwickelt. Der accessorische Drüsenapparat ist merkwürdigerweise nur durch die Anlage der accessorischen Nidamentaldrüse vertreten. Diese Anlage hat aber insofern ein besonderes Interesse, als sie aus zwei völlig getrennten, ovalen Epithelverdickungen besteht und so die Vermutung bestätigt, daß sich die einheitliche Drüse bei *Sepiola* ebenfalls paarig anlegt. Wie bei dem 11 mm-Stadium von *Sepia* erheben sich auf dem Epithelfelde zahlreiche leistenartige Verdickungen.

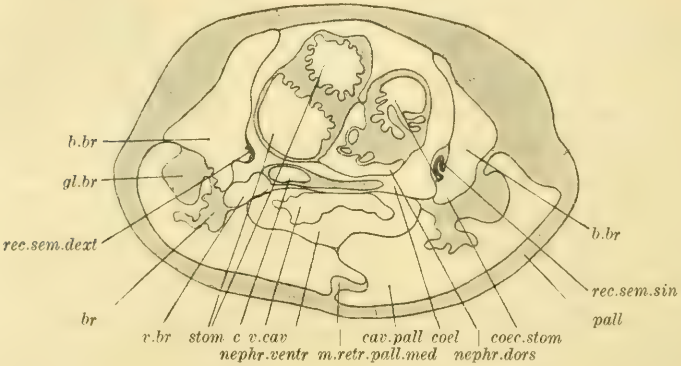


Fig. 55.

Querschnitt durch den Eingeweidesack eines *Sepiola*-Jugendstadiums von 2 mm Ml. 45 : 1. *br,* Kieme; *b.br,* Kiemenwurzeltasche; *c,* Herz; *cav.pall,* Mantelhöhle; *coel,* Cölom; *coec.stom,* Magenblindsack; *gl.br,* Kiemendrüse; *m.retr.pall.med,* Retractor pallii medianus; *nephr.dors,* dorsaler Nierensack; *nephr.ventr,* ventraler Nierensack; *pall,* Mantel; *rec.sem.dext,* rechte Anlage der Spermatophorentasche; *rec.sem.sin,* linke Anlage der Spermatophorentasche; *stom,* Magen; *v.br,* Kiemenvene; *v.cav,* Vena cava.

Ein Jugendstadium von 5 mm Ml. belehrt uns, daß das erwähnte Säckchen nicht die Anlage der Eileiterdrüse, sondern die der Spermatophorentasche ist. Auf dieser Entwicklungsstufe liegt das Säckchen noch an der medialen Wand der Kiemenwurzeltasche, hat sich aber zu einer weiten, 500 μ langen und 600 μ breiten Tasche umgebildet (Fig. 56 *rec.sem*). Nahe dem Vorderende der Tasche, an deren medialer Wand, mündet durch einen rinnenförmigen Endabschnitt ein zweites Säckchen, in dem wir an der lamellösen Differenzierung des Epithels ohne weiteres die Eileiterdrüse erkennen (Fig. 56 *gl.od*). Nach hinten zu erstreckt es sich etwas weiter als die Tasche und wird hier durch das blindgeschlossene Ende des ebenfalls schon angelegten Oviducts in ganz ähnlicher Weise vorgestülpt wie bei *Sepia*. Während die Eileiterdrüse eine Länge von 600 μ und eine größte Breite von 230 μ aufweist, ist der Oviduct nur halb so lang und ein Drittel so breit. Sein Hinterende biegt sich lateralwärts um.

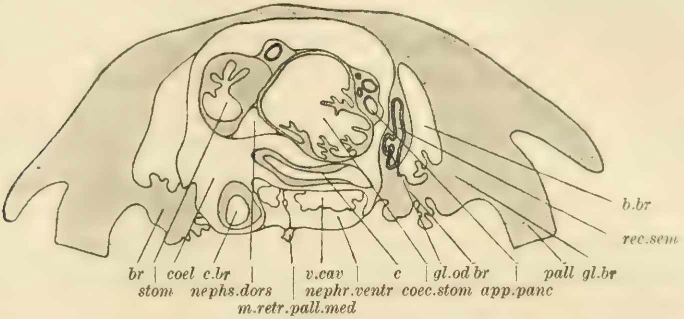


Fig. 56.

Querschnitt durch den Eingeweidesack eines *Sepiola*-Jugendstadiums von 5 mm Ml. 13,5 : 1. *app.panc*, Pankreasanhänge; *br*, Kieme; *b.br*, Kiemenwurzeltasche; *c*, Herz; *c.br*, Kiemenherz; *coec.stom*, Magenblindsack; *coel*, Cölom; *gl.br*, Kiemendrüse; *gl.od*, Eileiterdrüse; *m.retr.pall.med*, Retractor pallii medianus; *nephr.dors*, dorsaler Nierensack; *nephr.ventr*, ventraler Nierensack; *pall*, Mantel; *rec.sem*, Spermatophorentasche; *stom*, Magen; *v.cav*, Vena cava.

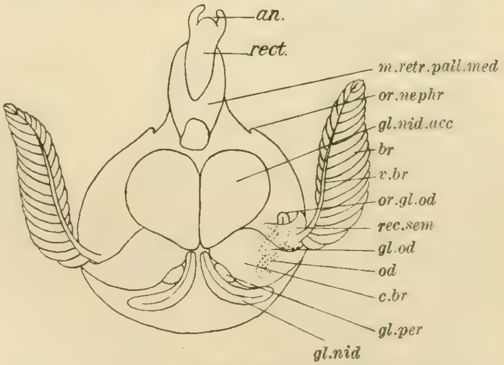


Fig. 57.

Situs des weiblichen Geschlechtsapparates eines *Sepiola*-Jugendstadiums von 7 mm Ml. Ventralansicht. 11,25 : 1. *an*, After; *br*, Kieme; *c.br*, Kiemenherz; *gl.nid*, Nidamentaldrüse; *gl.nid.acc*, accessorische Nidamentaldrüse; *gl.od*, Eileiterdrüse; *gl.per*, Pericardialdrüse; *m.retr.pall.med*, Retractor pallii medianus; *od*, Eileiter; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *or.nephr*, Nierenmündung; *rect*, Rectum; *rec.sem*, Spermatophorentasche; *v.br*, Kiemenvene.

Die Nidamentaldrüsen sind in Form zweier großer Säcke entwickelt, deren Wände sich bereits in hohe Lamellen aufgefaltet haben. Die accessorischen Nidamentaldrüsen, deren beide Hälften noch getrennt sind, bestehen aus zahlreichen Grübchen, die wie bei *Sepia* mit Sandkörnchen angefüllt sind und im übrigen ganz den bei *Sepia* beschriebenen Grübchen gleichen. Auch alle histologischen Strukturen bieten nichts Neues, insbesondere deckt sich die Lamellenbildung vollständig mit derjenigen von *Sepia.*

Ein Stadium von 7 mm Ml. zeigt als wesentlichen Fortschritt die Umlagerung der Spermatophorentasche und des Oviducts auf die Ventralseite des Eingeweidesackes (Fig. 57) und ein Stadium von 10 mm Ml. schließlich die Trennung der Eileiterdrüsenmündung von der Spermatophorentasche, so daß sie nun ihre definitive Lage medial von der Tasche einnimmt.

Obwohl nur diese wenigen Entwicklungsstadien andrer Myopsiden zum Vergleich herangezogen werden konnten, so erlaubt uns doch die weitgehende Übereinstimmung, die diese Stadien mit entsprechenden Entwicklungsstadien von *Sepia* zeigen, den Schluß, daß sich die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates bei den Myopsiden in ganz ähnlicher Weise vollzieht wie bei *Sepia.*

Sehen wir von unwesentlichen Variationen ab, so dürfen wir als typisch etwa folgendes betrachten: Zuerst legt sich der Leitungsweg an. Seine Entwicklung beginnt mit der Anlage der Eileiterdrüse. Diese ist paarig, ectodermal und bildet zunächst einen Verdickungsstreifen, aus dem sich weiter eine Rinne und schließlich ein Säckchen formt.

Der Eileiter entsteht am Hinterende dieses Säckchens als Rinne der Cölomwand, ist demnach mesodermalen Ursprunges und stellt einen abgespaltenen Teil des Cöloms dar. Die Rinne schließt sich zu einem Kanale, der sich vorn mit blind geschlossenem Ende in Form eines Zapfens in das Ectodermsäckchen einstülpt, hinten mit offenem Ende auf das Ovarium zuwächst. Indem die Wände des Ectodermsäckchens und des Mesodermkanals an der Spitze des Zapfens durchbrechen, entsteht eine kontinuierliche Leitbahn.

Die Lamellen der Eileiterdrüse entstehen durch enorme Streckung

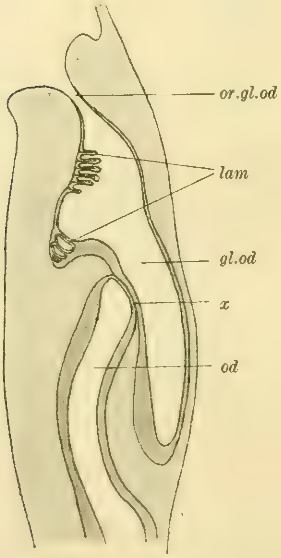


Fig. 58.

Längsschnitt durch die Eileiterdrüse eines *Illex*-Jugendstadiums von 40 mm Ml. 128 : 1. *gl.od*, Eileiterdrüse; *lam*, Lamelle; *od*, Eileiter; *or.gl.od*, Mündung der Eileiterdrüse; *x*, Stelle des Durchbruchs zwischen Oviduct und Eileiterdrüse.

einzelner Zellreihen, in die sekundär Bindegewebssepten einwachsen.

Der accessorische Drüsenapparat legt sich später an. Die Nidamentaldrüsen entwickeln sich ganz wie die Eileiterdrüse, sind also gleichfalls ectodermale Bildungen.

Die accessorischen Nidamentaldrüsen entstehen aus paarigen ectodermalen Epithelverdickungen. Indem sich auf diesen ein System radiärer Leisten entwickelt, die leiterförmig miteinander verwachsen, entstehen zahlreiche Grübchen, die schließlich zu den Drüsenschläuchen auswachsen.

Zwei allerdings völlig isoliert stehende, aber äußerst charakteristische Jugendstadien von *Illex* (40 mm Ml.) und *Octopus* (9 mm Ml.), die zur Untersuchung vorlagen, lassen vermuten, daß sich der Leitungsweg nicht bloß der Myopsiden, sondern sämtlicher Dibranchiaten aus einem proximalen, mesodermalen und einem distalen, ectodermalen Abschnitt aufbaut. Längsschnitte durch die Leitungswege beider Formen (Fig. 58 und 59) zeigen, daß ihre Ausführungsgänge auf dieser Entwicklungsstufe aus zwei nicht miteinander kommunizierenden Abschnitten bestehen, von denen der hintere ebenso wie bei *Sepia* die Wand des vorderen vorstülpt und auf diese Weise die Eileiterdrüse formt.

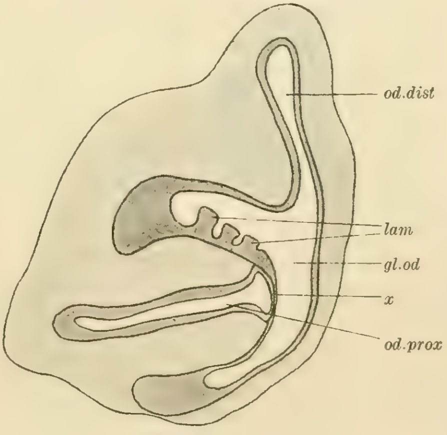


Fig. 59.

Längsschnitt durch die Eileiterdrüse eines *Octopus*-Jugendstadiums von 9 mm Ml. 128 : 1. *gl.od*, Eileiterdrüse; *lam*, Lamelle, *od.dist*, distaler Teil des Eileiters; *od.prox*, proximaler Teil des Eileiters; *x*, Stelle des Durchbruchs zwischen Oviduct und Eileiterdrüse.

Für die Oigopsiden bedeutet diese Tatsache nur eine Bestätigung der bereits anatomisch deutlich hervortretenden Homologien. Für die Octopoden dagegen würde sich aus dem direkten Nachweis, daß der vordere Abschnitt ihres Leitungsweges ectodermalen Ursprunges, der hintere ein abgespaltener Teil des Cöloms ist, eine äußerst wichtige Folgerung ergeben. Es würde daraus hervorgehen, daß dem Eileiter der Decapoden nur der proximal von der Eileiterdrüse gelegene Abschnitt des Leitungsweges entspricht, der Eileiterdrüse der Decapoden dagegen die Eileiterdrüse und der gesamte distale Abschnitt des Oviducts. In der phylogenetischen Entwicklung der Octopodenleitungswege würden wir dann vielleicht ein Stadium annehmen dürfen, das der bei *Sepiola* beschriebenen Form ähnelt, so daß wir die Eileiterdrüse der Octopoden dem Ringsystem, den distalen Abschnitt des Leitungsweges dem Gabelsystem der Decapoden homolog setzen könnten. Gestützt wird diese Vermutung durch Brocks Feststellung (1882, S. 594 und Taf. XXXVI, Fig. 14 B), daß bei *Tremoctopus violaceus* auch ein Teil des distalen Eileiterabschnittes drüsig differenziert ist.

Hauptergebnisse.

Die Untersuchung hat als Antwort auf die Cardinalfrage unsres Themas ergeben: Der Eileiter (eigentlicher Eileiter) der Myopsiden und wohl aller dibranchiaten Cephalopoden ist ein abgespaltener Teil des Cöloms und steht daher auch ontogenetisch in engster Beziehung zur Gonadenhöhle.

Die vergleichend anatomische Untersuchung ergab, daß die Leitungswege der Myopsiden in vieler Beziehung die Mitte zwischen denen der Oigopsiden und Octopoden halten, und daß in der Reihe *Loligo*, *Sepia*, *Rossia*, *Sepiola* eine Differenzierungstendenz von Oigopsiden- zu Octopodencharakteren besteht.

Phylogenetisches Interesse hatte der Nachweis, daß sich die Eileiterdrüse der Myopsiden (*Sepia*, *Loligo*, *Sepiola*) paarig anlegt, die unpaare Ausbildung ihres Leitungsweges also eine sekundäre Erscheinung ist.

Leipzig, im Februar 1908.

Literatur.

1738. J. Swammerdam, Biblia naturae. Deutsche Übersetzung. Herausgegeb. von J. Fr. Gleditsehens Buchhandl., Leipzig 1752.

1745. T. Needham, An account of some new microscopical decoveries. Französ. Übersetzung durch T. Trembley, 1747.

1805. G. Cuvier, Leçons d'anatomie comparée. T. V.

1835. E. Grant, On the anatomy of the Sepiola vulgaris (Leach) and account of a new species from the coast of Mauritius. Transact. of the zool. soc. of London. Vol. I.

1835. R. Owen, Cephalopoda. Abhandlung in Todd, The Cyclopaedia of anatomy and physiology.

1841. — Descriptions of some new and rare Cephalopoda. Transact. of the zool. soc. of London. Vol. II.

1842. W. Peters, Zur Anatomie der Sepiola. Müllers Archiv f. Anat. u. Phys. Jahrg. 1842.

1849. G. Cuvier, Le règne animal distribué d'apres son organisation. Les Mollusques. (Neuausg. seiner Schüler.)

1852. A. Hancock, On the nervous system of Ommastrephes todarus. Ann. and magaz. of nat. hist. Ser. 2 Vol. X.

1866. J. Chéron, Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux. Ann. des scienc. nat. sér. 5, t. V. Zool.

1879. J. Brock, Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. XXXII.

1880. — Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morph. Jahrb. Bd. VI.

1880. E. Verrill, The Cephalopods of the northeastern coast of America. Trans. Conn. Acad. Vol. V.

1882. J. Brock, Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden. Diese Zeitschrift. Bd. XXXVI.

1883. C. Grobben, Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arb. a. d. Zool. Inst. Wien. Bd. V.

1893. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spec. T.

1894. E. Racovitza, Sur l'accouplement de quelques Céphalopodes, Sepiola Rondeletii (Leach), Rossia macrosoma (d. Ch.) et Octopus vulgaris (Lam.). Compt. rend. de l'Acad. des scienc. T. CXVIII.

1894. — Notes de biologie III. Mœurs et reproduction de la Rossia macrosoma (d. Ch.). Arch de zool. expér. et gén. sér. 3, t. II.

1898. E. Ziegler, Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verhandl. d. Deutsch. zool. Gesellsch. 8. Jahresvers. zu Heidelberg.

1901. V. Faussek, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Mitt. aus d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. XIV.

1902. W. Bergmann, Untersuchungen über die Eibildung bei Anneliden und Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII.

1903. — Über den Bau des Ovariums bei Cephalopoden und einige Nachträge zur Eibildung derselben. Arch. f. Naturgesch. Bd. I.

1903. A. Schweikart, Beiträge zur Morphologie und Genese der Eihüllen der Cephalopoden und Chitonen. Inaug.-Diss. Marburg.

1906. Th. Meyer, Die Anatomie von Opisthoteuthis depressa. Diese Zeitschr. Bd. LXXXV.

Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden.

(Mit Bemerkungen über determinierte Entwicklung.)

Von

E. Martini.

III.

Mit 13 Figuren im Text.

Theoretische Erörterungen.

a. Über die morphologischen Hauptphasen in der Nematodenentwicklung.

An die in den vorigen Teilen möglichst rein gegebenen Tatsachen möchte ich hier einige Bemerkungen mehr oder weniger theoretischer Natur anfügen. Dabei scheint es mir wünschenswert, zunächst auf rein morphologischem Gebiete zu bleiben.

Wir überblicken in dieser Art zunächst kurz die Furchung. Dieselbe ist bei allen bisher darauf untersuchten Nematoden total und inäqual, letzteres stets insofern als einzelne inäquale Teilungen vorkommen, zu denen meist gleich die erste gehört, bei manchen Formen jedoch auch deutlich insofern, als man früh einen Pol der kleinen und der großen Blastomeren unterscheiden kann. Am deutlichsten sah ich dies bei *Nematoxys ornatus*, wo die Zelle B beträchtlich größer als A, ebenso E größer als $M\,St$ ist und so weiter, so daß im allgemeinen der hintere und untere Teil der Blastula aus beträchtlich größeren Blastomeren besteht als der vordere und obere. Eine Ausnahme machen nur zeitweilig hinten unten die kleinen Zellen P_4 und D. Bei andern Formen, z. B. *Cucullanus*, treten diese Größendifferenzen weit weniger hervor, doch sind wenigstens die Entodermzellen stets merklich größer als die übrigen. Die Nematodenblastula ist daher eine Amphiblastula (Th. List, 1894. NB. könnte man so gut wie den von *Amphioxus* auch den Keim von *Cucullanus* usw. als Archiblastula bezeichnen).

Eine Furchungshöhle kann vorhanddn sein oder fehlen. Wir finden sie unter den Nematoden z. B. bei *Ascaris megalocephala, Rhabdonema nigrovenosum, Nematoxys ornatus.* Sie tritt bei manchen Formen schon im zwölfzelligen Stadium auf, wo sie überhaupt zur Ausbildung kommt, dürfte dies spätestens im 16zelligen Stadium geschehen. Die Furchungshöhle fehlt bei *Cucullanus elegans* und *Pseudalius minor.* Dabei haben wir es in allen Fällen mit einer Leptoblastula, d. h. mit einer einschichtigen Anordnung der Zellen zu tun. Aus diesem Befund geht unzweifelhaft hervor, daß wir dem Vorhandensein oder Fehlen der Furchungshöhle nicht die mindeste morphologische Bedeutung beizulegen haben, da in diesem Punkt bei nächstverwandten Formen Differenzen vorkommen, ohne daß darum bei ihnen auch nur eine einzige Zellteilung verschieden verliefe oder die spätere Entwicklung bemerkbare Unterschiede böte. Verschieden ist nur die relative Tiefenausdehnung der Furchungszellen, sie nimmt zu in der Reihenfolge *Rhabdonema, Nematoxys, Pseudalius.* Demgemäß tritt bei *Rhabdonema* eine geräumige, bei *Nematoxys* nur eine schmale Furchungshöhle auf, die bald verschwindet, während sie bei ersterer Art in die primäre Leibeshöhle übergeht. — Bei *Cucullanus* fehlt die Furchungshöhle infolge der Gesamtform des Keimes. Doch auch dieser stimmt sonst Zelle für Zelle mit den übrigen Arten überein.

Als Parallele sei hier der Fall der Ascidien herangezogen, der nicht minder deutlich die Irrelevanz der Furchungshöhlenbildung für die morphologische Vergleichung erläutert. Bei ihnen bildet sich, wie bei *Nematoxys,* aus der zuerst bei der Furchung entstandenen Blastula mit kleiner Furchungshöhle durch Schwinden der letzteren eine Placula, indem sich die Zellen der animalen und vegetativen Hemisphäre in einer Fläche aneinander legen. Allerdings ist die Gesamtgestalt der Ascidienplacula oft fast kugelförmig, z. B. bei *Distaplia.* Bei andern ist sie dagegen sehr schön ausgeprägt, wenn auch nirgends so extrem wie bei *Cucullanus.* So nimmt ihre Ausbildung bei *Clavellina* bis zum 48-, bei *Ciona* bis zum mehr als 70-zelligen Stadium zu. Die Gastrulation setzt erst später ein. Überhaupt finden wir bei den Ascidien merkwürdige Analogien zu den Verhältnissen bei Nematoden.

Könnte man nun die Placula nicht auch möglicherweise als Gastrula deuten? Das scheint mir ausgeschlossen. Eine solche wird unsrer Meinung nach dadurch gekennzeichnet, daß eine ihrer Zellgruppen von der andern mehr oder weniger umschlossen wird. Eine völlig ausgebreitete Gastrula ist daher eine Contradictio in adjecto. Daraus ergibt sich, daß die Placulabildung nur eine Modifikation der Blastula, ein prinzipieller Unterschied zwischen Sterro- und Cöloblastula daher nicht vorhanden ist.

Dieser Schluß ist durchaus nicht neu und eigentlich selbstverständlich. Eine Höhle kann nur dann prinzipielle Bedeutung haben, wenn sie eine physiologische Aufgabe hat, durch die dann auch ihr Minimum und Maximum gesetzt ist. (Übrigens ist eine derartige Leistung auch eine rein passive, bedingt durch die auf morphologischer Grundlage ruhenden physiologischen Leistungen der Wandung.) Ein Hohlraum ist sonst eben nur eine Negation, im vorliegenden Falle ein Negativ der positiv wichtigen Embryonalzellen. Es kann ihm daher nie mehr Bedeutung beigemessen werden als der Größe der letzteren, ihrer Form und der Gesamtform des Keimes, denen meist wenig Wichtigkeit für die phylogenetische Spekulation beigemessen wird. Natürlich ist damit zur Morula, bei der Zellen von jeder Berührung mit der Außenwelt abgeschnitten sind, die Embryonalanlage sich also gewissermaßen primär mehrschichtig darstellt, die Brücke noch keineswegs geschlagen.

Die Gastrulation.

Boveri sagt (1899), man könne als Beginn dieses Vorganges die erste ventrale Abflachung des Keimes auffassen, und zur Strassen steht auf demselben Standpunkt. Für die Verhältnisse bei *Ascaris* und *Rhabdonema* möchte ich mich beiden Forschern anschließen[1]. Bei *Cucullanus* sehe ich den Beginn der Gastrulation erst viel später einsetzen. Wenn wir mit Boveri (1899) die Gastrulation definieren als »den Prozeß, durch welchen gewisse Zellen, die dadurch Ento- bzw. Mesoblastzellen werden, ins Innere verlagert und von den zurückbleibenden nun als Ectoblastzellen zu bezeichnenden umschlossen werden«, so werden wir ihren Beginn erst im 354zelligen Stadium finden können. Bei letzterer Form gehen also Differenzierungsvorgänge, die bei andern Nematoden während und nach der Gastrulation ablaufen, derselben vorauf; es fangen bereits die Ectodermzellen an sich histologisch zum

---

[1] Es ist diese Auffassung nicht völlig einwandfrei. Dieselbe Abplattung kann nämlich bei *Cucullanus* sicher nicht als Beginn der Gastrulation sondern nur als Anfang der Placulabildung angesehen werden. Sie kommt naturgemäß noch nicht an den ersten Furchungsstadien, sondern erst später zum Ausdruck. Es muß daher jede Blastula, die in ihrer Form zur Placula neigt, auf einem jungen Furchungsstadium einen Abflachungsprozeß erkennen lassen. Da sich derselbe jedoch bei den Ascariden auf der vegetativen Seite stärker ausprägt und direkt in die zur Gastrulation führenden Bewegungen übergeht, so ist es sicher praktischer, mit den oben genannten Forschern bereits hier den Beginn der Gastrulation zu setzen.

Epithel, die Entoblasten sich zu Darmelementen umzubilden, und dann erst tritt die Einstülpung auf.

Man kann ganz allgemein fragen: Wenn bei der Gastrulation eine Zellgruppe zu Ectoblasten, die andre zu Ento- und Mesoblasten wird, verändert sich da mit ihrem Platz nur ihr Name oder wird sie wirklich etwas andres? Anders ausgedrückt: Handelt es sich hier um Selbstdifferenzierung, d. h. läßt sich die histologische Umbildung nicht nur gesondert von der Bewegung vorstellen, sondern auch als von dieser causal größtenteils unabhängig dartun, und ist der Gastrulationsbegriff daher auf die Bewegungsvorgänge zu beschränken. Dazu sei zweierlei bemerkt. Wenn auch der ursprüngliche Gastrulationsbegriff mit der Bewegungsvorstellung die der Entstehung von etwas Neuem, den Keimblättern, verband, so möchten wir bei der erwiesenermaßen vorkommenden Unabhängigkeit beider Vorgänge den Gastrulationsbegriff auf den Vorgang der Materialverlagerung beschränken. Die Keimblätter wären dann nur formell etwas Neues, nicht qualitativ. Wir können daher den Begriff der Gastrulation definieren als den Bewegungsvorgang, der das Ento- und Mesodermmaterial ins Innere einer aus Ectodermmaterial sich bildenden Hülle verschiebt, so daß der Keim dadurch qualitativ zweischichtig wird[1]. Diese Vorgänge der Gastrulation durch Bewegung würde man nun wieder einteilen können in der bekannten Weise in eine Gastrulation durch Immigration oder in aufgelöster Ordnung und eine Gastrulation in geschlossener Ordnung durch Invagination oder Epibolie. Nur die letztere Form spielt bei den Nematoden eine Rolle, und wir brauchen hier daher auf die andre nicht einzugehen.

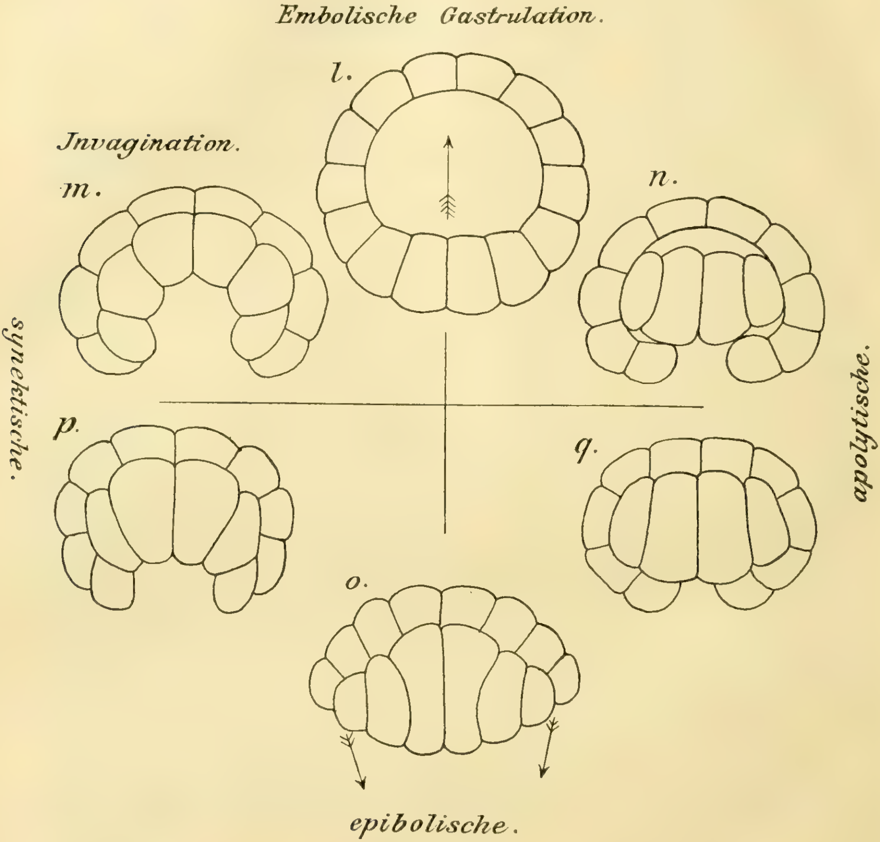
Man kann nun den vorliegenden Bewegungsvorgang causal oder rein deskriptiv behandeln. Für die causale Betrachtung der Gastrulation kann ich selbst Material nicht beibringen, auch sonst wissen wir darüber so gut wie gar nichts. Mir scheint hier auch die Frage vorzuliegen: Selbstdifferenzierung oder abhängige Differenzierung der den Vorgang bewirkenden Zellen. Eine Antwort hierauf erfordert einen so ausgebreiteten Überblick, daß es mir nicht tunlich erscheint, sie im Anschluß an eine die nur Nematoden betreffende Arbeit zu versuchen. Durch Rhumblers Arbeit (1902) jedoch scheint sie mir keineswegs im Sinne einer abhängigen Differenzierung gelöst, wenn ich auch mit Bütschli (1876) in dem Wachstum der Ectodermplatte, allerdings nicht durch Zellvermehrung, sondern durch Volumzunahme der Elemente, bei *Cucullanus*, aber auch bei den andern Nematoden einen wichtigen Teil des Gesamtmechanismus erblicke.

---

[1] Diese Definition begreift offenbar den Gastrulationsprozeß nicht in sich, wie wir ihn einerseits z. B. bei *Clava squamata* (Harm 1902), anderseits bei *Geryonia* (Metschnikoff 1881) finden und als Delamination bezeichnen. Hier tritt Bewegung kaum auf, und es handelt sich nur um eine Demarkation zwischen Ecto- und Entoderm, die im einen Fall durch Zellumordnung zum Epithel, im andern durch Zellteilung vollzogen wird. Die weitere Fassung der Definition könnte man vielleicht so bilden: Die Gastrulation ist der Vorgang, der in dem vorher formell einheitlichen Keim die formelle Sonderung des qualitativ verschiedenen Zellmaterials in eine innere und äußere Schicht bewirkt, die den Primitivorganen entsprechen. Wir könnten dann eine motorische (kinetische) von einer demarkatorischen (dioristischen) Gastrulation unterscheiden. Letztere würde die beiden oben erwähnten Modifikationen der Delamination umfassen.

Es bleibt uns also die beschreibende Behandlung der Gastrulation. Da wir dieselbe als einen Bewegungsvorgang betrachten, muß es sich dabei wenigstens um zwei Systeme oder zwei Körper handeln, die ihre räumliche Lagebeziehung zueinander verändern. Rein deskriptiv ist es dabei willkürlich, ob ich den einen oder den andern Teil als bewegt ansehe oder beide. Zur Vergleichung müßten wir nun die Bewegung auf einen ruhenden Punkt übereinstimmend beziehen, der entweder in einem der beregten Systeme liegen, oder ein Ort außerhalb beider sein könnte. Letztere Möglichkeit bietet sich uns für die Gastrulation nicht. Wir müssen daher eins der beobachteten Systeme als ruhend ansehen und könnten uns dann bei einer typischen Invagination die Sache entweder so vorstellen: Das Entoderm krümmt sich, und das Ectoderm wird darüber hinweg bewegt, wie man sich einen alten Filzhut über den Kopf zieht, oder: der ursprünglich vegetative Pol nähert sich dem animalen immer mehr. Mir erscheint es nun angemessener, den animalen Pol als festen Punkt anzusehen.

Es lassen sich dann zwei Grundverhältnisse denken. Entweder findet bei der Gastrulation eine Annäherung der Zellen des vegetativen an den animalen Pol statt, was nur möglich ist, wenn eine Furchungshöhle gebildet wurde, oder letztere fehlt, und es findet daher eine solche Annäherung nicht statt. Der erstere Vorgang wäre als embolisch zu bezeichnen, unter letzteren Verhältnissen würden wir es mit einer Epibolie zu tun haben. Die Embolie kann nun verlaufen 1) (synektisch) unter Erhaltung der ursprünglichen Kontinuität der Zellen oder 2) (apolytisch) unter Lösung derselben. Anliegende Schemata geben eine Vorstellung von beiden. Geschieht beim Fehlen der Furchungshöhle die Einhüllung des Entoderms durch Epibolie, so kann natürlich auch diese synektisch als Einfaltungsprozeß oder apolytisch als Umwachsung sich abspielen. Wenn man nun auch vielfach einen Einfaltungsprozeß, wie er bei *Amphioxus* der Embolie folgt, mit unter den Begriff der Invagination nimmt, so daß zu dieser das embolische Moment nicht nötig wäre, so will es mir doch als praktischer erscheinen, nur die embolisch-synektische Gastrulation als Invagination zu bezeichnen. Dieselbe wäre dann meist von einem epibolischen Prozeß gefolgt, der zu Verengerung des Urmundes führt[1]. In welchem Maße beide Prozesse an



Textfig. *l*—*q*.
Schemata für die Gastrulation in geschlossener Ordnung. *l*, Cöloblastula; *m*, embolisch-synektische, *n*, embolisch-apolytische Gastrulation; *o*, Placula (Sterroblastula); *p*, epibolisch-synektische, *q*, epibolisch-apolytische Gastrulation.

---

[1] Die bei superfizieller und diskoidaler Furchung sich findenden Gastrulationen sind entsprechend der systematischen Stellung der Tiergruppen, denen sie zukommen, als stark abgeleitete Abarten einfacherer embolisch-epibolischer Prozesse anzusehen und in dieser Besprechung nicht berücksichtigt.

einer Gastrulation beteiligt sind, richtet sich nach der Größe des Blastocöls.

Wie weit finden wir nun diese gedachten Bewegungen verwirklicht?

Die zweite Form, die embolisch apolytische Gastrulation, sehen wir deutlich im Querschnitt von *Ascaris* (Boveri, 1899, Fig. 28*c*). Die synektische Embolie treffen wir unter den Nematoden bei *Rhabdonema* und bei *Nematoxys*, bei welcher sie infolge der Enge der Furchungshöhle sehr bald in die epibolisch synektische Form übergeht. Diese letztgenannte Form kommt rein bei *Cucullanus* und *Pseudalius* vor. Bei *Cucullanus* erreicht die Gastrula eine beträchtliche Ähnlichkeit mit einer durch Invagination gebildeten. Nur die epibolisch apolytische Gastrulation findet sich meines Wissens bei Nematoden nicht.

Diese Sachlage lehrt, daß der Unterschied zwischen Epibolie und Invagination für die Homologisierung zweier Entwicklungsreihen nicht wichtig zu sein braucht. Stellt er sich uns doch einfach als eine Modifikation desselben Vorganges einerseits bei der Placula, anderseits bei der Cöloblastula dar und beweist seine Irrelevanz durch das mit allen Übergängen verbundene Auftreten beider Formen in einer eng verwandten Tiergruppe, deren Entwicklung sonst Zelle für Zelle übereinstimmt.

Mit dem Gastrulationsbegriff sind die Worte Urdarm und Urmund eng verbunden. Als Urdarm fassen wir die durch das Einsinken einer Zellgruppe bedingte, von außen in den Keim eindringende Höhle auf. Immerhin bleibt zweifelhaft, ob die nur im Grunde entodermal ausgekleidete, sonst streckenweise nur durch eine ectodermale Zellschicht von der Außenwelt abgegrenzte Höhle, wie sie Boveri (1899, Fig. 28*c*) darstellt als Urdarm bezeichnet werden kann. Mit der Vorstellung ihrer Funktion als Darm bei Vorfahrenformen stimmt das nicht. Übrigens ist die Vertiefung sehr verschieden stark entwickelt. Bei *Ascaris* und *Rhabdonema* gut ausgeprägt, ist sie bei *Pseudalius minor* sehr gering. Bei *Cucullanus* tritt der Urdarm am deutlichsten hervor. Durch die Einkrümmung der Ränder wird auf der Unterseite eine ziemlich tiefe Konkavität gebildet, deren Wände aus dem Ento- und Mesoderm bestehen, wozu in der Gegend des Urmundrandes noch ectodermale Bestandteile kommen. Der Keim ist dabei überall zweischichtig. Trotzdem wird man sich selbst hier schwer davon überzeugen können, daß eine solche relativ flache, weit geöffnete Höhle als Darm habe funktionieren können. Es mag vielleicht interessieren, daß diese Bildung bei allen von mir untersuchten Nematoden nicht bei Bestand bleibt, sondern im weiteren Verlauf des Gastrulationsprozesses restlos ausgefüllt wird. Daß auch das definitive Darmlumen sich in keiner Weise auf das des Urdarmes beziehen läßt, soll beim Darm näher besprochen werden. Es läßt sich also die Anschauung, der Urdarm entspräche phylogenetisch einer Darmbildung, nur anwenden unter der Hilfsannahme weitgehender Cenogenese.

Wie es auch mit der Gasträalehre stehen mag, viele gemeinsame Züge verbinden die Gastrulationsprozesse der verschiedensten Tiergruppen. Es scheint daher durchaus erforderlich, dieselben in Parallele zu setzen. Das ergibt dann ohne weiteres die Berechtigung der Begriffe Urdarm, Urmund, Ectoderm, Entoderm, die uns den Vergleich der Gastrulae ermöglichen.

Mit der Besprechung des Urmundes hängt die Frage nach dem Abschluß des Gastrulationsprozesses zusammen. Denn wenn auch sicher nicht wohl eher von der Beendigung desselben gesprochen werden kann, als bis deutlich eine Zelllage innerhalb der andern liegt, so muß sich doch die Antwort in dieser Frage ganz verschieden gestalten, je nachdem wir mit Boveri (1899)[1] den Verschluß des Blastoporus dem Gastrulationsvorgang subsummieren oder nicht mit zur Strassen (1896). Letzteres scheint vom Standpunkt der Gasträatheorie aus das richtigere. Denn der Verschluß des Blastoporus ist ein Vorgang, der von diesem Standpunkt aus als eine cenogenetische Zutat zur Gastrulation erscheint. So wird er auch in der älteren Literatur meist gesondert besprochen. Blicken wir aber nur auf die Tatsachen, so stellt sich der Blastoporusschluß meist als eine kontinuierliche Fortsetzung der als Gastrulation bezeichneten Bewegung dar. Denn wenn, wie mir scheinen will, zur Strassen die Gastrulation als beendet ansieht, wenn der embolische Vorgang aufhört und der epibolische einsetzt, so muß darauf hingewiesen werden, daß bei nahe verwandten Formen letzterer allein vorkommt, sein Beginn also nicht das Ende der Gastrulation bezeichnen kann.

Bei dieser Kontinuität der Vorgänge wäre der Zeitpunkt, wann wir die Gastrulation beendet sein und den Urmundschluß beginnen lassen wollen, rein willkürlich zu wählen. Deswegen, und weil es uns praktischen Bedürfnissen besser zu entsprechen scheint, sehen wir mit

---

[1] Vgl. seine oben zitierte Definition des Gastrulationsvorganges. Nach derselben muß Boveri dann allerdings den Keim schon als Gastrula bezeichnen, ehe der Gastrulationsprozeß beendigt ist, wird doch der *Amphioxus*-Keim allgemein als Gastrula aufgefaßt, lange bevor Ento- und Mesoderm von Ectoderm umschlossen werden, zu einer Zeit, wo der Urmund noch die ganze Dorsalseite einnimmt. Was aber den Acraniern am Rücken recht ist, ist den Nematoden am Bauche billig.

Boveri als Ende der Gastrulation den Verschluß des Urmundes an, d. h. den Augenblick, wo Urdarm- und Genitalanlage ventral vom Ectoderm völlig bedeckt sind[1]. Damit ist wenigstens ein fester Markstein gewonnen, wenn auch die Zellverschiebungsvorgänge in derselben Weise über diese Grenze andauern können, wie wir unten sehen werden.

Über den Ort und den Modus des Urmundschlusses verweise ich auf das 1903 Gesagte.

Das dritte Keimblatt.

An die Entstehung des dritten Keimblattes knüpft sich so eng die Leibeshöhlenfrage, daß wir hier jetzt beides zusammen erledigen wollen. Wir schicken voraus, daß wir uns mit den meisten Forschern in Übereinstimmung glauben, wenn wir nur da eine sekundäre Leibeshöhle annehmen, wo entweder in einer kompakten Mesodermmasse ein oder mehrere Hohlräume entstehen, oder solche von Mesoderm umschlossene Bläschen sich direkt vom Darm abschnüren. Nur in dem Fall, wo wir ein solches Cölom finden, sprechen wir von einem Mesoblast, sonst von Mesenchym.

Die erste Tatsache, die wir jetzt zu erwähnen haben, betrifft das Blastocöl. Es ist auf den uns hier beschäftigenden Stadien bei einer Reihe von Nematoden völlig verschwunden, während es sich bei andern erhält und in die primäre Leibeshöhle übergeht. Dieser Unterschied ist natürlich ohne prinzipielle Bedeutung. Die Bildung des Mesoderms geht so vor sich, daß entweder die neben dem Entoderm gelegene Mesodermreihe sich durch Zellteilung dorsoventral ausdehnt und als einfache Schicht der Darmanlage anliegt, oder es ist (bei *Cucullanus*) schon während dem Beginn der Gastrulation mit seinen Zellteilungen fertig und wird im weiteren Verlauf dem Entoderm seitlich angelegt. Die so entstandene, zwischen Ento- und Ectoderm in der Seitenregion eingeschaltete Zellschicht sondert sich dann in allen Fällen in zwei dorsale und zwei ventrale Zellreihen, zwischen denen Ento- und Ectoderm durch keinerlei Zellen getrennt sind.

Daraus geht hervor, daß von Cölombildung bei den Nematoden nicht die Rede sein kann. Die in der Transversalrichtung nur eine Zelle starke Mesodermlage ermöglicht nicht einmal die Vorstellung eines virtuellen Cöloms, und zerfällt dann in Zellreihen, die bei einzelnen

---

[1] Immerhin könnte man die Propagationszellen auch zum Ectoderm rechnen und demgemäß das Ende des Gastrulationsprozesses etwas früher ansetzen (mit Neuhaus 1903).

Formen (*Rhabdonema*), frei in der primären Leibeshöhle nur dem Ectoderm angelagert, nicht einmal ein ganzes parietales Blatt darstellen würden und, wie bemerkt, bei den protocöllosen Formen an vier Streifen dem Ectoderm die direkte Berührung mit dem Entoderm gestatten. Da wir keinen von Mesoderm umschlossenen Hohlraum haben, haben wir eben kein Cölom und also auch keinen Mesoblast, sondern ein Mesenchym vor uns, und die Leibeshöhle der ausgebildeten Nematoden ist eine primäre. Das gilt natürlich so gut wie für *Rhabdonema* s. o. auch für die Formen, bei denen die Leibeshöhle wie bei *Cucullanus* erst durch Auseinanderweichen der Keimblätter entsteht.

Wenn nun auch Goldschmidt (1906) gezeigt hat, daß bei erwachsenen Nematoden alle inneren Organe von den eigentümlichen weit ausgebreiteten Ausläufern einiger weniger Zellen eingehüllt werden, so beziehen sich die entscheidenden Beobachtungen auf die Zeit vor der Zelldifferenzierung und höchstens noch auf deren erste Anfänge. Die großen Mesenchymzellen werden hier also noch nicht völlig ausgebildet sein. Aber selbst beim erwachsenen Tier, scheint uns, wird durch diese Zellen nicht im entferntesten eine Bildung bedingt, die mit einer sekundären Leibeshöhle einige Ähnlichkeit hätte. Wir können es daher nicht berechtigt finden, wenn R. Hertwig noch in seinem Lehrbuche die Nematoden zu den Cölhelminthen stellt.

Fragen wir nun nach der Herkunft der Mesodermzellen, so ist ja ihre Abkunft genealogisch durch Boveri, zur Strassen und Spemann bekannt. Kann man sie auch morphologisch vom Entoderm ableiten? Legen wir Boveris Fig. 28*c* (1899) zugrunde, so ist klar, was wir als primäres inneres Blatt anzusehen haben, und wir können ruhig sagen: Das Mesoderm sondert sich in zwei Streifen vom Entoderm. Auch die Verhältnisse bei *Cucullanus* legen dem keine Schwierigkeiten in den Weg, wenn man etwa von dem Bild ausgeht, das ich 1903 in Fig. 29*b* gegeben habe und das einer Invaginationsgastrula sehr ähnlich ist. Doch es ist wohl noch eine andre Auffassung möglich.

Denn abgesehen von der verschiedenen Abstammung, auf die ich, weil in den ersten Furchungen vollzogen, nicht viel Gewicht legen möchte, unterscheidet nichts die Mesomeren von den Ectomeren. Man könnte also auch eine ectodermale Abkunft des Mesenchyms annehmen, um so mehr als sich bei manchen Arten in direktem Anschluß an sie auch Teile des Ectoderms in die Tiefe begeben. Wenn Boveri und zur Strassen von den Nachkommen von *M St* die Bildner des Stomatodäum als ectodermal rechnen, so beweist das, daß auch sie die Abstammung von derselben Ursomazelle nicht als ausschlaggebend ansehen.

Doch wie schwierig die Beurteilung der Keimblätterverhältnisse wird, wenn man die histologischen Verhältnisse mit zum Maßstab der Beurteilung nimmt, beweist O. Hertwigs Versuch bei Amphibien, den Streit um die Herkunft der Chorda dadurch zu beseitigen, daß er sie weder ento- noch mesodermal nennt, sondern im entscheidenden Augenblick nur von Chorda-, rechter und linker Mesodermanlage spricht. Damit haben wir fünf Primitivorgane und also fünf Keimblätter, und die ganze Keimblätterlehre erscheint bedenklich. Es ist daher jedenfalls einfacher, das Mesoderm der Nematoden seiner Herkunft und seiner Lage neben den Darmzellen nach vom primären Entoderm abzuleiten und sich darauf zu beschränken, auf die Möglichkeit einer andern Auffassung hingewiesen zu haben.

Die Organogenese.

α. Die Epidermis.

Bei der Besprechung der Organogenese stellen wir unser eigentliches Thema, die Bildung der Seitenfelder und der Subcuticula voran.

Wir hatten bei allen Formen gefunden, daß sechs dorsale ectodermale Längsreihen von Zellen, die sich durch das Verschmelzen der beiden mittleren in fünf umlagern, die äußere Bedeckung des Embryo bilden, indem sie alle andern ursprünglich oberflächlichen Zellen überlagern, zumeist sie auf der Ventralseite hinter der Mesodermanlage her in die Tiefe schiebend, so daß sich dieser Umlagerungsprozeß als direkte Fortsetzung der Gastrulation darstellt. Die medioventral eingestülpten Zellen berühren die Oberfläche später höchstens in sehr geringem Umfange. Sie dürften zu Nerven und Sinneszellen werden.

Die fünf Zellreihen erleiden dabei aber eine eigenartige Umbildung. Bei den meisten derselben rücken die Kerne in die Seitenregion des Embryo, und nun drücken die peripherwärts vordringenden Muskelzellen den großen Deckzellen über und unter ihren Kernen eine tiefe Rinne ein, damit zugleich eine scharfe Abgrenzung der Seitenfelder nach unten und oben schaffend. Unter den Muskelbändern wird das Plasma der Ectodermzellen schließlich bis auf eine dünne Schicht zusammengedrängt und so jeder Zellkörper der dorsalen und ventralen Ectodermreihen in einen subcuticularen und einen den Längslinien zugehörigen Teil gesondert. Da also Subcuticula und Längsfelder eine gewebliche Einheit, ja nur Teile derselben Zellen sind, so können wir sie wohl zusammen als Epidermis bezeichnen.

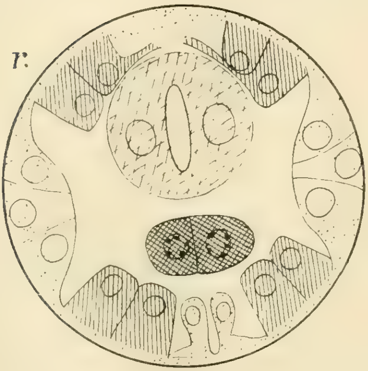
Eine Bildung der Epidermis ist die Cuticula, es sind also Subcuticula und Seitenfelder als Matrix der Cuticula anzusehen. Auch geht dementsprechend das Ectoderm natürlich bei der Cuticulabildung nicht verloren. Daß Subcuticula und Seitenfelder dasselbe Gewebe sind, ist nicht neu, das findet man in einigen der verbreitetsten Lehrbücher, wie R. Hertwig und Lang, ferner bei Schneider (1866), Nassonow (1897), Jägerskiöld (1894), Hamann (1892), Cobb (1888) und vielen andern. Diese Gleichartigkeit läßt sich sehr wohl auch am erwachsenen Tier erkennen. Von der Entwicklungsgeschichte ausgehend kommt zu demselben Resultat Wandellek (1892), zur Strassen (1892), Jammes (1894). Daß die Gewebe ectodermal sei, gaben z. B. an: Hertwigs Lehrbuch, Wandollek, Jammes, Hamann usw. gegen zur Strassen (1892), Goldschmidt (1903) u. a. die sie als mesodermal ansehen.

Alle diese Autoren waren aber meiner Meinung nach den Beweis für ihre Auffassung der fraglichen Gebilde als ectodermal oder mesodermal schuldig geblieben. Aus histologischen Merkmalen läßt sich doch ein sicherer Schluß auf das Keimblatt, dem ein Organ entstammt, nicht ziehen, sondern (im Gegensatz zu Braems Ausführungen 1895) nur aus der Entwicklungsgeschichte. Daß aber unter den widerstreitenden Angaben auf dem Gebiet der letzteren sich keine findet, die die wirklichen Schicksale des Ectoderms nachgewiesen hat, zeigt ein Vergleich mit den hier gewonnenen Resultaten. Somit dürfte in dieser Arbeit zuerst bewiesen sein, daß Subcuticula und Längsfelder ectodermal sind. Aber indem wir in beiden Teilstücke derselben Zellen erkannten und fanden, daß die Abschnitte in den Längsfeldern den Kern enthalten, also die Hauptteile sind, kommen wir zu einer ganz neuen Anschauung. Aus derselben folgt, daß außerhalb der Längsfelder die Subcuticula (den Schwanz ausgenommen) bei der Nematodenlarve kernfrei ist und dieser Befund beim erwachsenen Tier nicht überraschen kann. Das braucht nach dem in den tatsächlichen Abschnitten Erörterten nicht mehr ausgeführt zu werden.

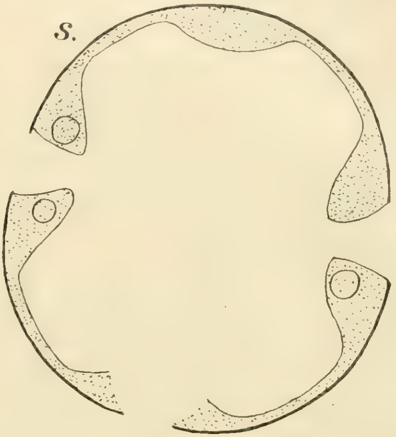
Sehr auffällig wird die Form der einzelnen Elemente, in denen die großen den Längsfeldern angehörenden Stücke mit dem eigentlichen Zellkörper nur durch die dünne Subcuticula zusammenhängen. Fig. *r*, *s* zeigt schematisch diese merkwürdigen Gestalten. Zugleich ergibt sich eine eigentümliche Differenz der einzelnen Längsfelder. Nur im vordersten Körperteil bleiben auch in der Medianlinie Zellkörper und Kerne liegen, nur hier finden wir alle vier Längslinien kernhaltig. Im größeren hinteren Teile des Körpers ist die Rückenlinie ein nach Auswanderung der Ectodermkerne aus diesem ihren ursprünglichen Wohnsitz von den eindringenden Muskelzellen übrig gelassener größerer Rest der Ectodermzellreihen. Sie ist somit bei der Larve stets kernlos. Anders die

Bauchlinie. Sie nimmt den Raum ein, wohin das ursprünglich den Embryo großenteils bedeckende kleinzellige Material zusammengeschoben ist. Demgemäß enthält sie Kerne. Dieselben sind jedoch völlig abweichend von denen der Seitenfelder gebaut und dürften Ganglien und Sinneszellen angehören.

Aber auch in den Seitenfeldern zeigen die Zellen unter sich Verschiedenheiten. Wir fanden sie in drei Längsreihen angeordnet. Da nun die Elemente der oberen Reihe sich eng an die der unteren anschließen, scheint für die mittlere eine größere Beteiligung an der Integument- und Cuticulabildung ausgeschlossen. Hierin prägt sich ein verschiedener Wert der die Seitenlinie aufbauenden Elemente aus. Die oberen und unteren stimmen unter sich in ihren Leistungen überein und haben eine andre Bedeutung als die Mittelreihen. Das spricht sich auch im histologischen Bau aus. Während in den Seitenfeldern von *Nematoxys* und *Rhabditis* die Kerne der oberen und unteren Zellreihe einander gleich sind an Größe, werden sie von denen der mittleren Zellen erheblich übertroffen. Das tritt schon hervor zu einer Zeit, wo die Zellen für die Seitenfelder eben erst entstanden sind (vgl. die Fig. 52). Bei *Cucullanus*, wo die Größe nicht merklich verschieden ist, findet sich ein andrer Unterschied. Die Kerne der Mittelreihe stehen hier nämlich stets nahe der Körperoberfläche, die der beiden andern Reihen in den innersten Winkeln ihrer Zellen. Schnittserie Fig. 27 illustriert



Textfig. *r*.



Textfig. *s*.

Textfig. *r*. Rohes Schema für den Bau der Nematodenlarve, soweit ich ihn analysieren konnte. Ectoderm punktiert, Entoderm mit Kreuzchen, Muskulatur schraffiert. Genitalanlage doppelt schraffiert. — Textfig. *s*. Einzelne isolierte Epidermiszellen, schematisch.

dies Verhalten, das oft schon bei jungen Stadien deutlich ist. Auch bei *Nematoxys* läßt sich dasselbe neben dem Größenunterschied der Kerne bemerken. So erscheint jedes Seitenfeld wieder in sich symmetrisch schon bei Embryonen in der ersten Anlage, genau wie wir es bei vielen erwachsenen Tieren finden.

Im Schwanz fallen diese Unterschiede fort, hier bildet die Epidermis eine einheitliche, nicht durch Muskelzellen unterbrochene Schicht mit wenigen großen Kernen.

Wenn auch diese Verhältnisse zunächst für die Larve allein gelten, so will das bei den Nematoden, deren Entwicklung ohne echte Metamorphose verläuft, eine geringere Einschränkung sein, als es etwa bei Anneliden wäre. So werden wir also erwarten dürfen, unter den erwachsenen Formen neben vielleicht stark umgebildeten doch auch einige zu treffen, bei denen sich der ontogenetische Grundzug des Baues noch erkennen läßt.

β. Nervensystem und Sinnesorgane.

Über beide habe ich nichts Neues zu berichten. Daß Boveri (1899) und ich selbst (1903) die Zahl der hier in Betracht kommenden Elemente unterschätzt haben, sei hier betont. Ich muß jetzt annehmen, daß alle Elemente des primären Ectoderms und auch des sekundären, die nicht als Epidermisbildner oder als Matrix der End- und Vorderdarmauskleidung oder Drüsenzellen dieser Darmabschnitte Verwendung finden, also der größere Teil der ectodermalen Elemente, zum Aufbau des Nervensystems verbraucht werden. Damit stimmen die Angaben von Goldschmidt (41 Zellen für die Lippensinnesorgane und 162 für das Nervensystem) sehr gut überein, da ich eine postembryonale Vermehrung der Gewebselemente in diesen Organen nicht annehmen kann (s. u.).

Am Embryo wären also hierher zu rechnen: die größte Zahl der kleinen Zellen des Schwanzes, der ventralen Medianlinie und der kleinzelligen Masse um den Oesophagus. Die Sonderung dieser Elemente aus dem epithelialen Verbande des Ectoderms stellt sich nun, wenigstens in der ganzen Länge der Bauchlinie, als direkte Fortsetzung des Gastrulationsprozesses dar, wie mehrfach gezeigt wurde (Fig. 30—32, 1903). Wir bezeichneten daher auch den von uns als Abschluß der Gastrulation angenommenen Zeitpunkt als willkürlich. Prinzipiell scheint mir diese tatsächliche Verbindung zweier theoretisch heterogener Dinge bemerkenswert.

Über die Umbildung der Keimblattzellen zu nervösen Organen habe ich nichts beobachten können. Auf dem Stadium der Fig. 11 ist bei *Cucullanus* der Schlundring bereits gebildet, und da der Embryo etwa auf diesem Stadium die ersten spontanen Bewegungen zeigt, wird man seine Nerven wohl bereits als funktionsfähig ansehen müssen. Interessant ist noch, daß wir in der ganzen Rückenlinie, in der der motorische Nerv für alle dorsalen Muskelzellen verläuft, außer im vordersten Teil, keine Kerne finden, daß dort auch nachweislich keine degeneriert sind. Es müssen also in diesem Falle entweder die Epidermiszellen an der Bildung der Nerven beteiligt sein, oder diese müssen vom Kopf her den ganzen Rücken der Larve entlang wachsen.

γ. Muskulatur und Bindegewebe.

Man wird die Muskulatur als Bildung des Mesoderms ansehen können.

Aus der gemeinsamen Mesenchymlage sondern sich, wie wir gesehen hatten, vier Streifen, zwei dorsale und zwei ventrale. Dieselben rücken immer weiter auseinander durch vermutlich aktives Dorsalwärtswandern der ersteren. Jedenfalls scheint bei einer Form mit Leibeshöhle wie *Rhabdonema* ein passives Verschobenwerden durch den Druck andrer Zellen nicht annehmbar.

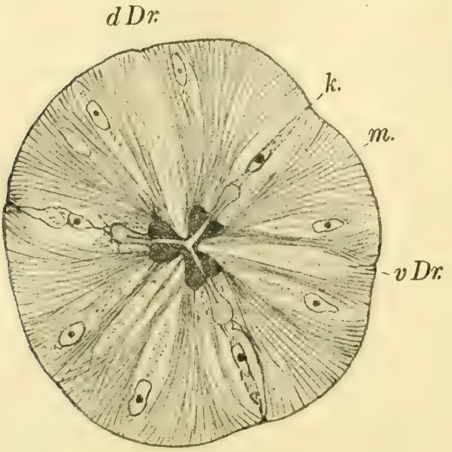
Über die Entstehung der contractilen Substanz in den Muskelzellen der Leibeswand habe ich nichts ermittelt, ebensowenig wie für die Schlundmuskulatur. Dagegen konnte die Längsstreckung der Zellen deutlich beobachtet werden und ebenso ihre Anordnung genau nach dem meromyaren Schema. Wie sich nach der letzten Furchungsteilung die Schwesterzellen auf die einzelnen Muskelreihen verteilen, sah ich nicht. Bei dem annähernd reifen Embryo ist die Muskulatur deutlich platymyar, ebenso ist ihre Verbindung mit den Medianlinien, wie nicht anders zu erwarten, bereits ausgebildet (vgl. Fig. 64). An diesen völlig differenzierten Zellen laufen bei einzelnen Arten später noch Teilungsprozesse ab, bei andern nicht mehr.

Die Entstehung der Bindegewebszellen sah ich nicht.

δ. Der Darmkanal.

Vorder- und Enddarm fassen wir vielleicht etwas anders auf als unsre Vorgänger. Der Enddarm dürfte im wesentlichen aus Zellen des sekundären und tertiären Ectoderms aufgebaut sein. Vermutlich schließen sich ihm aber bereits bei der Larve Muskelzellen mesenchymatischer Abkunft an, wie wir sie hier später beim erwachsenen Tier finden.

Der Vorderdarm wird vielfach als eine einfache Epithelmuskelröhre angesehen und dementsprechend entweder für ectodermal oder für mesodermal gehalten, oder durch einen Querschnitt zwischen diese beiden Blätter oder zwischen Ectoderm und Entoderm geteilt. Die neueren Untersuchungen von Loos (1896) und Goldschmidt (1904) zeigen aber, daß wir hier ein hoch entwickeltes Organ vor uns haben, in dem wir Drüsen und Muskelzellen leicht unterscheiden können. Es erscheint mir daher wahrscheinlich, daß am Oesophagus ähnliche Verhältnisse Platz gegriffen haben wie an der Leibeswand und Epithel- und Muskelzellen auch hier in dieselbe Schicht zusammengerückt und zu einem engen Verbande vereinigt sind.



Textfig. *t*.

Oesophagus von *Cucullanus* (schematisch). *dDr*, dorsale Drüse; *vDr*, subventrale Drüse; *k*, Kantenzelle; *m*, Muskelzelle.

Dabei beurteile ich nicht nur die drüsigen Elemente als ectodermal, sondern sehe auch in den Kantenzellen, die nach Goldschmidts Angabe histologisch wie die Seitenfelder gebaut sein sollen, ectodermale Elemente und die Matrix der den Oesophagus auskleidenden Cuticula (vgl. Textfig. *t*).

Bei dieser Auffassung, nach der also der sogenannte Vorderdarm sich als eine Verbindung verschiedenartiger Elemente darstellt, sind auch die Kontroversen bezüglich seiner Entstehung verständlich. Daß auch das über letztere Bekannte für eine Bildung des Vorderdarmes aus ectodermalen und mesenchymatischen Elementen spricht, werden wir unten sehen.

Natürlich kann sich aber diese abgeleitete Darstellung der Stomatodäumbildung an Sicherheit nicht mit dem über die andern Organe Gesagten vergleichen.

Der Mitteldarm, sollte man nach dem in den ersten Abschnitten Gesagten denken, sei hier das einfachste Kapitel. Dem ist nicht so. Allerdings wie der Mitteldarm aus dem Entoderm entsteht, wie seine Zellen sich zweireihig anordnen, wie zwischen beiden Reihen als ein

Spalt das Darmlumen entsteht, ist so einfach zu beobachten und oben so oft beschrieben, daß es hier keiner Besprechung mehr bedarf. Auch die Widerlegung Contes (1902) brauche ich hier nicht zu wiederholen (vgl. S. 50 meiner Arbeit von 1903).

Doch hat das Kapitel eine theoretische Schwierigkeit. Wenn wir Mesoblastbildungen nicht homologisieren dürfen, bei denen die eine eine als Teil des Urdarmlumens entstandene Leibeshöhle umschließt, die andre aber eine solche, die als ein Spaltraum ihren Anfang nahm und nicht einmal auf einem Vorstadium virtuell mit einem wirklichen oder ebenfalls gedachten Urdarm anastomosiert haben kann, so können wir natürlich auch zwei Därme nicht homologisieren, von denen der eine einen Teil der Urdarmhöhle, der andre nur einen Spalt zwischen zwei Zellreihen darstellt. — In der Tat, selbst wenn wir der sobald verschwundenen Urdarmhöhle noch eine virtuelle Existenz einräumen würden, nachdem sie bereits nicht mehr ist, von der Ansicht ausgehend, daß, wenn die umgebenden Zellen etwas weniger dick wären, vielleicht ein Lumen übrig bliebe, so würden wir dasselbe doch nur ventral von der Darmanlage finden können (vgl. Fig. 60, 75 usw.), und niemals ließe sich das Darmlumen selbst auf diesen gedachten Urdarm beziehen.

Daß es sich hier um einen funktionierenden Darm und nicht um einen Spalt im Entoderm einer Tierart handelt, deren Darm funktionslos ist, beweist der häufig gefundene Darminhalt. Übrigens bleibt der Darm gerade bei einigen freilebenden Formen zeitlebens auf dieser Stufe. Also ist der Mitteldarm der Nematoden dem aller andern Metazoen nicht homolog?

Das trifft doch nur zu, wenn man bei morphologischer Vergleichung auf die Lumina Gewicht legt. Aber unsrer Meinung nach ist jedes Loch gerade so homolog oder nicht homolog, wie das Löcher überhaupt sein können. Aus ihrer Funktion kann sich nur Analogie ergeben, die umgebenden Zellen können homolog sein. Die Lumina sind doch nur die eventuell durch gleiche Anordnung und Form der homologen Zellen ähnlich gestalteten negativen Abbilder derselben. Mit der Betrachtung der Zellen ist daher unsrer Meinung nach alles erledigt. Der ganze Unterschied zwischen den Nematoden und den Formen, bei denen das Darmlumen auf den Urdarm zurückgeführt zu werden vermag, ist der, daß das homologe Entoderm sich sein Lumen im ersten Fall, zweireihig angeordnet, durch Spaltbildung verschafft, im andern dagegen, flächenhaft angelegt, durch Aufrollung.

ε. Excretions- und Genitalapparat.

Über das Excretionsorgan fanden wir nur, daß es schon früh seine späteren Beziehungen zeigt. Seine Herkunft von einem Keimblatt und seine Ausbildung konnten wir nicht beobachten.

Ebenso konnten wir über den Genitalapparat Neues nicht feststellen. Daß es streitfähig ist, welchem Keimblatt er zugerechnet werden muß, wollen wir nur erwähnen, ohne uns auf eine Diskussion einzulassen.

Hervorgehoben mag hier nur werden, daß sich (außer bei *Cucullanus*) bei allen untersuchten Arten sehr früh eine Besonderheit im Bau der Geschlechtskerne nachweisen ließ, die uns beweist, daß eine relativ frühe Differenzierung von Soma und Keimbahn bei den Nematoden fast allgemein verbreitet ist, und daß dieser Prozeß in der Gattung *Ascaris* nur am deutlichsten zur Beobachtung kommt, aber auch hier in verschieden hohem Maße.

b. Über die Gesetzmäßigkeit in Einzelheiten der Nematodenentwicklung.

Allgemeines über determinierte Entwicklung.

Hatten wir bisher die Entwicklung der Nematoden kurz so besprochen, wie man die Entwicklung der Tiere eben bis vor kurzem zu verfolgen pflegte, indem man sich zuerst über den Typus der Furchung klar zu werden suchte, dann die Art der Keimblätterbildung, das Verhalten der Furchungshöhle und der Leibeshöhle beschrieb und endlich die Organogenese untersuchte, so kommen wir jetzt zu den Fragen, die sich um das Determinationsproblem gruppieren und wie dieses erst seit den letzten 25 Jahren in den Vordergrund des Interesses der deskriptiven und experimentellen Forschung gerückt sind. Selbstverständlich ist hier am Ende einer tatsächlichen Untersuchung über eine einzelne Tiergruppe nicht der Ort, den ganzen Umfang dieses Gebietes zu besprechen, es kann sich nur darum handeln, diese Dinge insoweit zu berühren, als sie für die Beurteilung der vorliegenden Verhältnisse wichtig sind, oder als letztere geeignet sind, einige der modernen Probleme besonders scharf zu beleuchten. Es gewinnen natürlich unter diesem veränderten Gesichtspunkt manche der früher bereits besprochenen Themata ein ganz neues Aussehen.

Was zunächst das Cell-lineage betrifft, so verdanken wir die ersten Untersuchungen darüber, wie bereits in der Einleitung bemerkt ist, Götte (1882) und Hallez (1885). Es folgten die Studien von Stru-

BELL (1888), LIST (1894), WANDOLLEK (1892). Aber erst durch die neuen Arbeiten von BOVERI (1892, 1899), ZUR STRASSEN (1896), ZIEGLER (1895), SPEMANN (1895), ZOJA (1896) und mir, sowie kürzlich von MÜLLER (1903) ist für eine Anzahl Rundwürmer das Cell-lineage bis zu recht vielzelligen Stadien festgestellt worden. Es gleichen die Nematoden den Ctenophoren, Rotiferen, Turbellarien, Nemertinen, Anneliden, Gastropoden, Lamellibranchiern, Ascidien u. a. darin, daß bei jedem Individuum die Furchung genau ebenso abläuft, wie bei jedem andern derselben Species, d. h. daß jede Spindel in jedem Individuum zu gleicher Zeit und in gleicher Lage auftritt, jede Zelle ihren bestimmten Platz und bestimmte Nachbarn hat. Wir können an dieser Furchung die zeitliche und räumliche Konstanz ihrer Einzelprozesse unterscheiden.

Vor den übrigen obengenannten Klassen zeichnen sich nun die Nematoden in zweierlei Hinsicht aus, 1) geht die Furchung kaum modifiziert bei allen Angehörigen der Gruppe nach demselben Schema vor sich, 2) bleibt der Verlauf der organogenetischen Prozesse bis zur Ausbildung aller für einen Rundwurm charakteristischen Organe, ja in mancher Beziehung fürs ganze Leben, determiniert. Beides zeichnet die Rundwürmer vielleicht jedoch nur deswegen vor ihren Genossen aus, weil bei diesen die Forschung noch nicht so weit vorgeschritten ist wie bei jenen.

Was den ersten Punkt betrifft, so liegen uns zum Vergleich Beobachtungen an folgenden Nematoden vor: *Ascaris megalocephala* BOVERI (1899), ZUR STRASSEN (1896), *Ascaris lumbricoides* BONNEVIE (1901), *Strongylus paradoxus* SPEMANN (1895), *Rhabdonema nigrovenosum* ZIEGLER (1895), *Cucullanus elegans* ego (1903), dazu kann ich einige gelegentliche Beobachtungen an *Nematoxus ornatus* beitragen. In allen diesen Fällen ist während der Furchung die Zellgenealogie absolut gleich, und man kann daher für jedes Element des Keimes das homologe im Keim einer andern Art wiederfinden. Unterschiede der Arten bestehen a. in der Gesamtform des Keimes, b. im Furchungsrhythmus, c. in der relativen Zellgröße. Punkt a ist oben schon anläßlich der Gastrulation besprochen. Was Punkt b betrifft, so wies ich schon 1903 auf einen Unterschied zwischen *Ascaris* und *Cucullanus* hin, der darin besteht, daß die Propagationszelle P_4 und die Darmanlage vom 28-Zellenstadium an im Vergleich mit *Ascaris* bei *Cucullanus* in der Entwicklung zurückbleiben. Ähnliches zeigt der Vergleich von *Cucullanus* und *Nematoxys*. Im Viererstadium folgt bei *Cucullanus* die gleichzeitige Teilung beider Ectodermzellen, so daß ein sechszelliges Stadium auftritt, dann die Teilung der Zelle *EMSt* und fast gleichzeitig die von P^2, so daß nach

Andeutung eines sieben- gleich das achtzellige Stadium entsteht. Bei *Nematoxys* teilt sich zuerst die Urgeschlechtszelle, und es bildet sich ein fünfzelliger Keim, durch die Furchung der beiden Ectodermzellen wird er siebenzellig, diese Stufe ist deutlich ausgebildet, während eine sechszellige fehlt. Endlich kommt auch *EM St* an die Reihe, und damit ist genau dasselbe Achtzellenstadium entstanden, das *Cucullanus* besitzt, denn alle Teilungen sind der Richtung nach genau dieselben gewesen und nur zu verschiedenen Zeiten eingetreten. Es ist dieser Punkt insofern zubeachten, als er zeigt, daß bei Nematoden die Furchungsrichtung konstanter ist als der Furchungsrhythmus. Dafür sprechen auch kleine individuelle Abweichungen im Teilungstermin. Diese kommen einmal vor bezüglich der relativen Furchungszeiten zweier verschiedener Zellgruppen, wie Boveri zuerst bei *Ascaris* gezeigt hat und ich bei *Cucullanus* bestätigen konnte (vgl. auch Götte 1882). Müller (1903) hat nun aufdecken können, daß beträchtliche derartige Unterschiede bei geschädigten Eiern pathologisch auftreten. Die Bedeutung dieser Variation erscheint dadurch auch da, wo sie in einer Brut nur selten und in geringem Maßstab beobachtet wird, für die normale Entwicklung etwas zweifelhaft. Immerhin ist beachtenswert, daß auch pathologischen Einflüssen gegenüber der Furchungsrhythmus labiler ist als die Richtung. Eine Beschränkung auf pathologisches Gebiet scheint jedoch bei der zweiten Form der Variabilität unmöglich, das sind die geringen Abweichungen in der Teilungszeit, zwischen Angehörigen derselben Zellfamilie, Unterschiede, die anscheinend einem Gesetze nicht folgen und mit der Zahl der Zellgenerationen, die eine solche Gruppe gemeinsam durchlaufen hat, zunehmen. Wie bereits zur Strassen (1896) bemerkt hat, machen sich diese Unregelmäßigkeiten am primären Ectoderm am stärksten bemerkbar. Über die relativen Zeitverhältnisse der Furchungen bei einigen Nematoden gibt die nebenstehendeTabelle Auskunft.

Die Verschiedenheiten der relativen Zellgrößen (Punkt c) sprechen sich endlich darin aus, daß bei manchen Formen mit verhältnismäßig vielem Dotter die Differenz in der Zellgröße von vorn oben und hinten unten viel erheblicher ist und sich viel früher ausprägt als in andern. Doch kommen in dieser Hinsicht auch individuelle Abweichungen geringeren Grades vor. Wie dies schon Götte aufgefallen war, konnte ich es für die erste Teilung des Eies bei *Cucullanus* bestätigen.

Die drei erwähnten Unterschiede hindern aber die Übereinstimmung zwischen zwei etwa gleichweit entwickelten Furchungsstadien so wenig, daß dieselbe vollständig wird, wenn wir uns die Zellen, die beim

Tabelle.

Ascaris megalocephala	*Cucullanus elegans*	*Strongylus paradoxus*	*Rhabdonema nigrovenosum*	*Nematoxys ornatus*
AB^2, P_1	AB^2, P_1	AB^2, P_1	AB^2, P_1	AB^2, P^1
A^3, B 4: $EMSt, P_2$	3, A, B 4: $EMSt, P_2$	3: A, B 4: $EMSt, P_2$	3: A, B 4: $EMSt, P_2$	3: $EMSt. P_2$ 4: $A. B$
6: $a/\alpha, b/\beta$ 7: c/P_3 8: E/MSt	6: $a/\alpha, b/\beta$ 7: E/MSt 8: c/P	7: $a/\alpha, b/\beta$ 8: c/P_3	6: $a/\alpha, b/\beta$ 7: E/MSt 8: c/P	5: c/P_3 7: $a/\alpha, \beta/b$ 8: E/MSt
12: aI/aII etc. 14: $mst/\mu\varsigma\tau$, c/γ 16: EI/EII D/P_4	12: aI/aII etc. 13: $mst/\mu\sigma\tau$ 15: EI/EII c/γ	12: $a/IaII$ 13: $mst/\mu\sigma\tau$ 15: EI/EII, c/γ	12: aI/aII 14: EI/EII $mst/\mu\sigma\tau$ 15: D/P_4 16: c/γ	9: D/P_4 13: aI/aII etc. 15: $EI/EII, c/\gamma$
24	24	24	24	24

Embryo der einen Art hinter den homologen einer andern zurückgeblieben sind, in ihrer späteren Furchungsrichtung geteilt denken. Alsdann würden sich homologe Zellen an homologen Punkten finden und die Nachbarschaft der einen genau dieselbe sein wie die der andern. Eine derartige Übereinstimmung auch ohne gedachte Teilung bieten schon eine große Menge Embryonen und dieselbe geht, wenn vielleicht nicht in allen, doch sicher in vielen Zellen bis zur Ausbildung der Organe weiter, so daß zum Beispiel in der Epidermis alle Zellen bis auf eine auch bei verschiedenen Arten nach Lage, Form und Kernstellung der Reihe nach genau übereinstimmen.

Diese letztere Übereinstimmung war der zweite Punkt, durch den die Nematodenentwicklung die übrigen bisher bekannt gewordenen Fälle determinierter Ontogenie übertrifft. Denn es stimmen, wie ich bereits 1903 zeigen konnte, alle *Cucullanus*-Embryonen bis über das 210 zellige Stadium hinaus völlig überein, und dann ist wieder, wie ich 1906 auf dem Anatomenkongreß mitteilte, bei der jungen Larve nicht nur die Epidermis des einen Exemplares derselben Species in ihrer eigenartigen Anordnung Zelle für Zelle mit Form und Kernstellung das getreue Abbild des andern, sondern ebenso die Muskulatur, der Oesophagus, Mittel- und Enddarm, die Geschlechtsanlage und manche andre Zelle. Das will bei der Nematodenlarve besonders viel heißen, da dieselbe in somatischer Hinsicht völlig den gleichen Bau hat, wie ein erwachsener Rundwurm. Zwischen beiden Stadien liegt aber nur noch eine Zellteilung, so daß man mit ziemlicher Sicherheit auch deren determinierten Verlauf erschließen kann. Dies ließ sich in der vorliegenden Arbeit ganz allgemein für den Mitteldarm und bei *Nematoxys ornatus* auch für eine Reihe von Epidermiselementen nachweisen. Bezüglich der Ableitung letzterer befinde ich mich in völliger Übereinstimmung mit H. Müllers Beobachtungen an *Ascaris*[1].

Die oben erwähnte, 1906 vorläufig mitgeteilte Konstanz der Elemente wurde in dieser Arbeit für das ectodermale Epithel am eingehendsten an allen untersuchten Arten nachgewiesen, sie wurde nebenbei leicht festgestellt beim Mitteldarm und der Geschlechtsanlage für alle Arten. Für Vorder- und Enddarm wurde der entsprechende Nachweis nur bei *Cucullanus* versucht und auch erbracht, für die Muskulatur wurden wieder mehrere Formen herangezogen.

---

[1] Aus den Resultaten dieser Arbeit, die mir leider erst diesen Sommer bekannt wurde, möchte ich hier kurz die Ableitungen der primär-ectodermalen Zellen geben in der von uns 1905 verwendeten Nomenklatur und möchte dadurch das auf S. 34 Teil II dieser Arbeit gegebene vervollständigen. Es ist danach $\lambda_1 = \beta I2'yII\beta$, $\lambda_2 = aII2''yII\beta$, $\lambda_3 = aII2''yII\alpha$, $\lambda_4 = aII2''yI\beta$, $\lambda_5 = aII2''yI\alpha$, $\lambda_6 = aII2''xI\beta$, $\lambda_7 = aII2''xI\alpha$, $-\gamma_1 = \beta I2'yII\alpha$, $\gamma_2 = \beta I2'yI\beta$, $\gamma_3 = \beta I2'yI\alpha$, $\gamma_4 = \beta I2'xII\beta$, $\gamma_5 = \beta I2'xII\alpha$, $\gamma_6 = \beta I2'xI\beta$, $\gamma_7 = \beta I2'xI\alpha$, $\beta = aII2''xII\beta$. Die entsprechenden Zellen rechts würden, soweit es a-Zellen sind, sich ebenso von $aII2'$ ableiten, z. B. $b_2 = aII2'yII\beta$, soweit es β-Zellen sind, ebenso von b, z. B. $\gamma_2 = bI2'yI\beta$.

Während meiner *Cucullanus*-Untersuchung hatte ich diese Gewebsart noch nicht besonders im Auge. Daher sind die Muskelkerne, die sich im Vorderende und in den subventralen Feldern recht schwer erkennen lassen, nicht überall gut eingetragen. Immerhin läßt Fig. 13 *a*, *c*, *e* alles Wesentliche erkennen. Erst bei den größeren Embryonen von *Rhabdonema* und *Nematoxys* gelang es mir jedoch, auch für die dorsalen Muskelbänder, wenigstens für ihren größeren hinteren Teil, die Konstanz der Elemente festzustellen, doch glaube ich, wird wohl keiner zweifeln, daß sich dieselbe auch bei den übrigen Muskelzellen findet.

Über die Sinnesorgane hat nun GOLDSCHMIDT (1903) bei erwachsenen Ascariden angegeben, daß sie sich aus je einer oder wenigen konstanten Zellen aufbauen. Wie bei allen Nematoden, so dürfte auch bei den Larven innerhalb der Species Gesetzmäßigkeit für die Zahl der Papillen herrschen. Aus diesen beiden Tatsachen ergibt sich der Schluß, daß sich auch bei den Larven dieselbe Konstanz der Sinnesorganzellen findet wie bei *Ascaris lumbricoides*.

Daraus läßt sich folgern, daß, wenn die Reizaufnahmestellen und die Effektorgane für eine Species oder Larve typische Zahl und Anordnung besitzen, dies auch für die zwischen beiden vermittelnden Nervenzellen gelten wird. Diese Ansicht für die Larve wird fast zur Gewißheit dadurch, daß es GOLDSCHMIDT (1907) gelungen ist, bei der erwachsenen *Ascaris lumbricoides* im Nervensystem bereits die typische Zellenzahl, -form und -anordnung zu ermitteln. Übrigens geht für einen Teil der sensorischen und nervösen Elemente dies auch schon aus unsern Untersuchungen am *Cucullanus*-Embryo hervor. Denn in der Gegend, wo die periproctalen Ganglien und Papillen liegen, haben wir nur konstante Elemente gefunden, wenn wir auch die einzelnen hier beobachteten Kerne einer bestimmten der beiden eben genannten Kategorien kaum vermutungsweise zuteilen können.

Diese Konstanz der Elemente in Epidermis, Sinnesorganen, Nervensystem, Verdauungstrakt, Genitalanlage, Excretionsorgan und Muskulatur würde sich zu einer Konstanz aller Zellen des Embryonalkörpers steigern, wenn auch die Bindegewebszellen konstant sind. Dafür spricht die geringe Zahl und relativ gesetzmäßige Lage, die GOLDSCHMIDT (1906) ihnen nachsagt. Daß sie nicht zahlreich sind, geht auch daraus hervor, daß sie bei der Larve im Hinterende überhaupt fehlen. Dies Gesamtresultat steht in gutem Einklang mit der Gesetzmäßigkeit im Bau der Furchungsstadien bis gegen die letzte Zellteilung hin.

Die Konstanz histologischer Elemente, die so dem ganzen Organismus der Nematodenlarve ein eigenartiges Gepräge gibt, ist bisher im Verlaufe determinierter Entwicklung kaum anderswo hervorgetreten. Als Analogon kann ich im Augenblick nur auf die Konstanz der Zellen einiger Trochophoren, die E. B. Wilson (1904) und Woltereck (1904) erbracht haben, verweisen. Das sind jedenfalls geweblich differenzierte Elemente, aber von einem typisch larvalen Gepräge. Demgegenüber zeigen die Zellen der Nematodenlarve bereits die vollendete histologische Ausbildung.

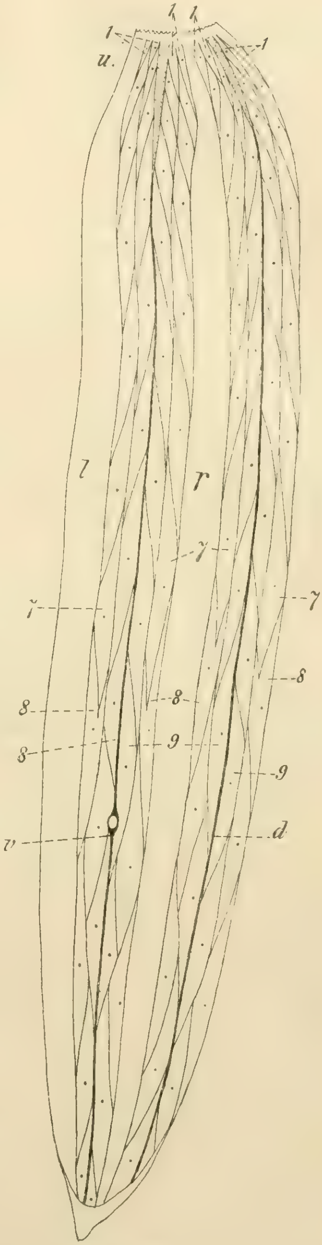
Ja bei den Nematoden behält das Prinzip der determinierten Entwicklung noch über das Larvenleben hinaus seine Bedeutung. Bei *Cucullanus* fand ich — das mag hier bereits bemerkt werden, da die Hauptbedeutung auf entwicklungsgeschichtlichem Gebiet liegt — im Oesophagus alle Kerne wieder, die auch die Larve zeigt, und ebenso stimmt die Zahl 162 der Ganglienzellen (Goldschmidt 162) und 43 der Sinneszellen im Vorderende (Goldschmidt 1903) recht gut zu der, die sich für die *Cucullanus*-Larve annähernd berechnen läßt. Auch im Nervensystem ist daher nach der Geburt eine Zellteilung kaum anzunehmen, und es bleibt dasselbe also wohl fürs ganze Leben unverändert. Wenn ich hier noch hinzufüge, daß das Muskelsystem der Oxyuren dem der Nematodenlarven sehr ähnlich ist, vermutlich Zelle für Zelle mit ihm übereinstimmt (Martini 1908), so wird man darin, wenigstens für diese Gattung, einen weiteren Grund für die Annahme sehen, daß sich postembryonale Veränderungen im Nervensystem nicht vollziehen.

Eine Reihe von Organen besteht also auch noch bei den erwachsenen Rundwürmern aus Zellen von für die Art, vielleicht gar für die Gattung, typischer Form, Zahl, Anordnung und Bau, und bei der jungen Larve läßt sich bis zur Geburt überhaupt für jede Zelle des einen in jedem andern Individuum derselben Species die homologe finden, und jede dieser Zellen hat ihre bestimmte, in allen Einzelfällen übereinstimmende Genealogie. Man könnte fast sagen, daß jedes Entwicklungsstadium, das durchlaufen wird, bei allen Individuen Zelle für Zelle kongruent ist.

Übrigens besitzt nicht nur die Muskulatur der Oxyuren bis zu ihrer definitiven Ausbildung eine determinierte Entwicklung, sondern wir finden dasselbe auch noch bei andern Nematoden. So haben zwei Arten der Gattung *Sclerostomum* in jedem Muskelfeld 22, nur im linken subventralen bloß 21 Zellen. Da dies mehr sind als der Nematodenlarve sonst zukommen, darf man hier wohl auf eine postembryonale Vermehrung schließen, die dann auch noch determiniert verlief. Die Entwicklungsart beherrscht also das Leben der Nematoden auch noch über die Geburt hinaus.

Es lassen sich hier noch einige Bemerkungen anknüpfen. In dieser Mosaikentwicklung liegt meiner Meinung nach, wie oben ausgeführt, der Grund für die Konstanz der Ganglienzellen. Ich sehe in ihr nicht wie Apáthy (1907) einen prinzipiell bedeutenden Punkt, sie ist vielmehr nur eine Seite der Konstanz histologischer Elemente bei Nematoden. Das habe ich 1907 näher ausgeführt.

Ferner finde ich hier ein hübsches Beispiel für »eine erhöhte Größe der Zelle und deren Teile bei dem ausgewachsenen Organismus, verglichen mit dem noch nicht ausgewachsenen«, wie es Heiberg kürzlich (1907) bei Vertebraten gezeigt hat. In dem Falle der *Oxyuris curvula* wächst also eine Muskelzelle von etwa 30 μ auf rund 6 mm heran, also linear um das 200 fache. Daß eine derartige Größenzunahme histologischer Elemente im Laufe der individuellen Entwicklung kein allgemeines Gesetz ist, betont Heiberg mit Recht. Bemerken möchte ich jedoch, daß auch die von ihm erwähnte Gleichheit der Zellgröße bei Riesen- und bei normalen Individuen sowie unter nahe verwandten Arten nicht verallgemeinert werden darf. Sie mag Geltung besitzen entsprechend dem histologischen Charakter einer bestimmten Klasse, bei den Nema-



Textfig. *u*.

Muskulatur eines Sklerostomum. Ansicht von innen. *r*, rechte, *l*, linke Seitenlinie. *d*. Dorsal-, *v*. Ventrallinie.

toden hat sie dieselbe nicht. So sind homologe Muskelzellen bei *Oxyuris curvula* zwölfmal so groß wie bei *Oxyuris vermicularis* und beim ♂ ersterer Form, wenn man das von Raillet (1883) oder Ehlers (1899) angegebene Gesamtmaß zugrunde legt, etwa fünfmal kleiner als bei den ♀♀.

Diese Tatsachen scheinen mir allen bisherigen Theorien zu widersprechen. Der Fall ist so drastisch, daß er mit einem allgemeinen Gesetz von der Konstanz der Zellgröße für eine Species, oder gar über deren Kreis hinaus, völlig aufräumt, in Übereinstimmung mit dem Resultat Pfeffers (1901) und A. Dimons (1901), der bei den aus Teilen des Samens gezogenen Pflanzen Bildungen aus relativ kleineren und zahlreicheren Zellen entstehen sah, und Zojas, der bei Medusen (1895) bei $^1/_2$-Larven ebenso viele, aber kleinere Zellen fand wie bei Ganzlarven. Zur Strassens Beobachtungen an *Ascaris*-Riesen beweisen auf unserm Spezialgebiet dasselbe. Aus dieser Zusammenstellung schon ergibt sich, daß das oben erwähnte Gesetz weder bei Mosaik noch bei Regulationseiern gilt.

Auch Boveris Anschauungen von der Abhängigkeit der Zellgröße von der Chromosomenzahl, deren Verallgemeinerung dieser Autor nur sehr reserviert angedeutet hat (1905), treffen hier nicht zu. Denn eine andauernde Vermehrung der Chromosomenzahl im ruhenden Kerne der Oxyuriden z. B. ist schwer anzunehmen. Da auch bei *Liriope* (Zoja, l. c.) diese Erklärung Boveris vermutlich nicht paßt, ist dieselbe auch weder für Mosaik noch für Regulationseier allgemein gültig.

Es sind bei Nematoden Zahl und Form der Zellen außerordentlich konstant, die Größe dagegen ist sehr variabel. Soll man nun mit Driesch (1898) hier fragen, warum bei den Oxyuren die Zellteilung aufhört, oder vielmehr wie kommt es, daß in der Muskulatur der meisten Nematoden später noch wieder eine lebhafte Zellteilung einsetzt. Diese und ähnliche Fragen, für die unser Fall ein besonders schönes Beispiel bietet, sind sicher interessant, aber scheinen einstweilen noch sehr schwer zu beantworten.

Merkwürdigerweise kommen bei Nematoden auch in betreff der räumlichen Konstanz Varietäten vor.

Erstens konnte ich Situs inversus beobachten. Zur Strassen hat denselben in einer Reihe junger Stadien 1894 festgestellt und dann bei der erwachsenen *Ascaris* am Excretionsorgan wiedergefunden.

Über die Verhältnisse der zahlreichen andern asymmetrischen Organe der Nematoden ist leider noch nichts in dieser Hinsicht bekannt. Es kämen in Betracht die ventralen Nerven, einzelne Ganglienzellen, sowie sicher bei manchen Arten die Muskulatur, beim reifen Embryo ferner die Anordnung der Kerne in der dorsalen Ectodermreihe. In letzterer Beziehung hat H. Müller (1903) schon auf Situs inversus aufmerksam gemacht, und ich kann seine Angaben nach mehreren Fällen bestätigen, die mir besonders bei *Cucullanus* und *Nematoxys* zu Gesicht kamen.

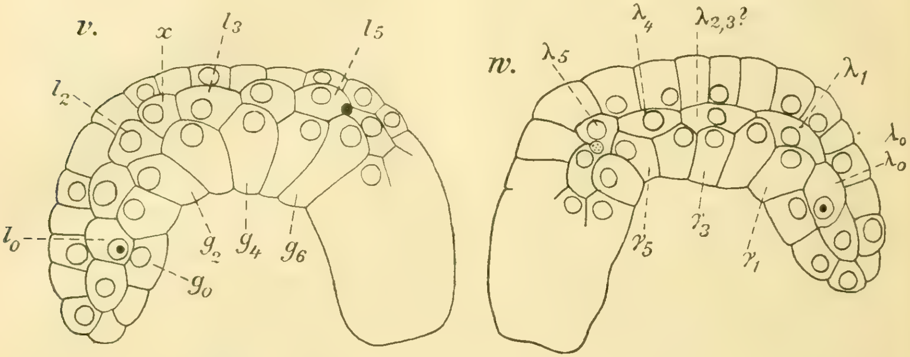
Sonst habe ich in diesem Kapitel der Zusammenstellung Conklins nichts hinzuzufügen. Ob sein Erklärungsversuch glücklich war, bleibt wohl dahingestellt. Dagegen kann ich, wie ich hier anfügen möchte, in den Erscheinungen des abnormen oder physiologischen Situs inversus der Gastropoden und ihrer Furchungsstadien den Beweis für eine spiralige Polarität nicht sehen. Daß inverse Furchung die Ursache eines inversen Erwachsenen ist, bestätigt sich, wie wir fanden, auch anderswo, wo von Spiralen keine Rede ist. Daß die Furchung mit abwechselnd dexiotropen und leiotropen Zellteilungen nicht in Zusammenhang mit der späteren Spiralwindung eines Eingeweidesackes zu stehen braucht, beweist das Vorkommen des Spiraltypus der Furchung auch bei völlig symmetrischen Tieren, z. B. Turbellarien (Lang 1884), während z. B. der mit einer Darmspirale ausgestattete Seeigel sich radiär furcht. Daß auch die Centrenstrahlungen hier nichts nützen, hat ebenfalls Conklin gezeigt.

Wenn man also überhaupt an eine Polarität der kleinsten Teile im Ei glaubt, so mag man auch eine Spiralpolarität annehmen. Jedenfalls bieten die Fälle von Situs inversus bei Mollusken keine Stütze der Polaritätslehre. Wünschenswert zur Lösung dieser Probleme wäre es, wenn sich unsre Kasuistik des Situs inversus vermehren ließe, was bei größerer Aufmerksamkeit auf diesen Punkt wohl gelingen müßte.

Die zweite räumliche Varietät besteht darin, daß in der Dorsalreihe die Ectodermkerne nicht genau alternierend von einer Seite zur andern wandern, sondern daß wir einmal in zwei Nachbarzellen die Kerne rechts, einmal links finden. Ich verweise hier auf die Textfig. *d*. Wie schon dort erwähnt, fällt auf, daß trotz der Abnormität des ganzen Verhaltens die Verteilung der Kerne auf die beiden Körperseiten ziemlich gerecht ist. Ich muß diese Verhältnisse, die mir noch durchaus nicht klar sind, der Vollständigkeit halber, hier erwähnen. Näher darauf eingehen möchte ich nicht und nur bemerken, daß mir eine Beeinflussung des Verhaltens einzelner Zellen durch den Gesamtorganismus oder ihre Nachbarn in diesem Falle fast wahrscheinlich ist.

Wesentlich schwerer noch zu erklären ist eine dritte Varietät, die ich ein einziges Mal bei *Cucullanus* fand und in Textfig. *v*, *w* abbilde.

Sie besteht darin, daß sich in der rechten Lateralreihe eine Zelle zuviel, in der linken dagegen eine zuwenig findet. Die übrige Zellanordnung erscheint normal. Bei der Entstehungsart der in Frage kommenden Zellreihen ist es schwer, sich von der Bildung dieser Abnormität eine Vorstellung zu machen. Sicher wäre wohl das Studium derartiger Mißbildungen bei der Einfachheit des Nematodenbaues sehr interessant; erfordert aber sehr reiches Material und viel Zeit.



Textfig. *v*. Textfig. *w*.

Textfig. *v*. Varietät eines *Cucullanus*-Embryo von rechts. Textfig. *w*. Dasselbe von links. Bezeichnungen wie in den Tafeln (Martini, 05, 07). *x*, überzählige Zelle im rechten Seitenfeld.

Der Vollständigkeit halber sei hier noch erwähnt, daß, wie bereits Goette (1882) für *Rhabditis nigrovenosa* angab und Boveri dann für *Ascaris* des näheren ausgeführt hat, bereits vom vierzelligen Stadium ab, ja schon etwas früher, vgl. zur Strassen (1903), die sogenannten Achsenbeziehungen des Embryo bestimmt sind, also unterschieden werden kann, was vorn, hinten, oben, unten, rechts und links wird. So frühzeitig, wie es Conklin (1905) bei Ascidien festgestellt hat, werden hier die betreffenden Richtungen nicht kenntlich. Ebenso früh geschieht das ja beim Frosch (Roux, 1895 und Schulze, 1899), Immerhin werden diese Bestimmungen sehr früh auch bei Nematoden deutlich. Man kann im vierzelligen Stadium in Übereinstimmung mit Boveri die Gegend des primären Ectoderms als dorsal, die des Entomesomers als ventral ansehen und den spitzen Winkel, den die Propagationszelle bezeichnet, nach hinten, den gegenüberliegenden nach vorn sehen lassen. Daraus ergibt sich links und rechts von selbst. Es würde hier dann die erste Furche die Dorsoventralachse kenntlich machen, die zweite die transversale und die longitudinale. Vorn und hinten wird jedoch erst durch die Bewegung der Zellen *EMSt* und P_2

sichtbar. Im übrigen messe ich dieser Betrachtungsweise keine sehr große Bedeutung zu. Das Wesentliche ist die prospektive Bedeutung der tatsächlich vorhandenen Blastomeren und nicht die Ontogenese gedachter Achsen.

Prospektive Bedeutung und organbildende Keimbezirke.

Die prospektive Bedeutung der Nematodenblastomeren ist verhältnismäßig gut bekannt, wenn auch noch mancherlei zu erforschen bleibt. Das Material verschiedener Prospektivität trennt sich verhältnismäßig früh. Meiner jetzigen Auffassung nach wird durch die erste Furche am animalen Pol nur ectodermales Material abgesondert, das Epidermis, Sinnesorgane, Nervenzellen, sowie die epitheloiden Organe des Oesophagus zu liefern hat. Beim Übergang zum vierzelligen Stadium trennt sich die Entomesodermanlage in Gestalt einer einzelnen Blastomere von der Keimbahn. Im achtzelligen Keim haben sich dann bereits Ento- und Mesoderm in je eine Zelle gesondert, und von der Keimzelle ist wieder ein somatisches ectodermales Element abgelöst. Die Mesodermzelle liefert die Muskulatur der Leibeswand und des Oesophagus, die Entodermzelle den Mitteldarm, die neu entstandene Ectodermzelle außer Epidermis wohl auch Nerven- und Sinneszellen. Nun löst sich von der Keimbahn noch ein ectodermales Element ab, das wohl Enddarmepithel und Drüsen bildet, vielleicht auch Ganglienzellen usw. Die restierende Urgenitalzelle tritt erst relativ spät wieder in Vermehrung ein.

Auf diesen Conspectus generalis kann nun die Einzelbesprechung folgen. Aus jeder der oben genannten Zellen stammt eine Familie von Elementen ab, die teils in ihrem histologischen Bau, teils in ihrem Teilungsrhythmus ihre Zusammengehörigkeit bekunden (vgl. meine Tabelle diese Zeitschr. Bd. LXXIV, S. 505). Nur die Mesodermzelle läßt nach vorheriger medianer Teilung aus jeder Hälfte noch zwei neue Gruppen hervorgehen, von denen sich die symmetrischen genau gleich verhalten. Für alle aus den genannten Zellen sich entwickelnde Gruppen hat Boveri Bezeichnungen eingeführt, die wir adoptiert und bisher bereits viel gebraucht haben.

Unter diesen Gruppen ist das spätere Schicksal des Entoderms streitlos. Aus ihm geht nur der ganze Mitteldarm hervor. Besonders strittig dagegen ist die prospektive Bedeutung der Mesoblasten und der Stomatoblasten, sowie die Frage nach dem Aufbau des Stomatodäums. Zur Strassen läßt die Mesoblasten am Oesophagus unbeteiligt sein, dieser wird allein und ganz von den Stomatoblasten gebildet. Boveri nimmt dagegen an, daß außer letzteren auch Teile des primären Ectoderms an der Stomatodäumbildung beteiligt seien. Ich glaube, daß die Stomatoblasten auch zur Bildung der Leibeswandmuskulatur beitragen, im Oesophagus nur die Muskelzellen bilden und daher zu letzterem auch das primäre Ectoderm für die übrigen histologischen Elemente dazu kommt[1].

Zur Begründung meiner Auffassung möchte ich einmal die Zellzahlen, soweit sie für die Organe festgestellt sind, dann die Fig. 25 von 1903 heranziehen. Was letztere, die wichtigste tatsächliche Basis unsrer Erörterung betrifft, so kann ich nur sagen, daß in der Auffassung der einzelnen Zellen, soweit Boveri und zur Strassen ihre Analyse geführt haben, zwischen mir und diesen Autoren eine Differenz nicht bestand. Dasselbe trifft auch für die neueren Beobachtungen von H. Müller zu. Endlich ist zu erwähnen, daß nach meinen Beobachtungen 1903 nach dem Stadium der Fig. 25 in den meisten Zellen nur noch eine, höchstens in einigen zwei Teilungen vor sich gehen. In dieser Auffassung weiche ich von H. Müller ab, bleibe aber mit der späteren Zellenzahl in Übereinstimmung.

Es würden demnach die Mesoblasten höchstens die Zahl 64, wahrscheinlich nur 32 erreichen. Diese würden aber für die wahrscheinlich 65, vielleicht mehr, Muskelelemente nicht ausreichen. Dazu hätten sie auch noch im Vorderende die Bindegewebszellen zu bilden. Es müssen also noch Elemente einer andern Gruppe beteiligt sein. Da liegt es denn doch wohl am nächsten, daß die zum Teil lateral unmittelbar ans Mesoderm angelagerten Stomatoblasten hier aushelfen, denn wie ich schon früher bemerkte, erscheint der Lage nach ihre Anteilnahme an der Vorderdarmbildung ausgeschlossen. Erscheint mir damit eine Beteiligung der Stomatoblasten am Aufbau der Körperwandmuskeln fast gesichert, so muß ich anderseits mit Boveri sagen, daß die ventrale Einziehung bei der Bildung des Stomodäums nach vorn bis in den Bereich des primären Ectoderms vordringt. Die Wahrscheinlichkeit einer Beteiligung des letzteren gewinnt auch dadurch, daß die Zahl der Stomatoblasten für den ihnen zugemuteten Prozeß wahrscheinlich nicht ausreicht.

---

[1] Wenn ich 1903 dies letztere auch an der Rumpfmuskelbildung beteiligt glaubte, so rührte das, wie schon oben bemerkt, davon her, daß ich bei der Larve des polymyaren *Cucullanus* mehr Muskelzellen voraussetzte als meiner Beobachtung nach die in der entsprechenden Gegend vorhandenen Meso- und Stomatoblasten liefern konnten. Inzwischen ist von mir die meromyare Natur der Nematodenlarve erkannt, so daß das beregte Argument sich als unrichtig erweist.

Da nun die von den sogenannten Stomatoblasten an die Körperwandmuskeln abgegebene Zahl vermutlich etwas mehr als 32 beträgt, so würde diese Gruppe im Verhältnis 48 zu 12, vermutlich sogar noch ungerader geteilt werden, so daß für nahe verwandte Zellen ganz verschiedene prospektive Bedeutung herauskommen würde, wenn nicht die dem Stomodäum verbleibenden Elemente dieser Gruppe auch muskelbildend wären. Es ist ein solcher Fall nicht unmöglich, paßt aber schlecht in die sonstigen Erscheinungen der Nematodenontogenese. Erleichtert wird unsre Annahme durch die oben entwickelte Auffassung des Oesophagus. Nur eine genaue Untersuchung über die Bildung dieses Organs wird jedoch die definitive Entscheidung bringen können. Leider treten in der in Frage kommenden Zeit anscheinend histologische Unterschiede im ganzen vorderen Teil der von den Ectodermen und Stomatoblasten gebildeten Haube kaum hervor.

Wie im vorhergehenden schließe ich mich auch in betreff der prospektiven Bedeutung der Ectoderme im wesentlichen an Boveri an. Bei dieser Angelegenheit kann ich mich zugleich wieder auf Müller berufen. Es handelt sich um das Folgende. Zur Strassen hatte vermutet, daß die Zellen des primären Ectoderms später einen relativ kleinen Anteil der Oberfläche ausmachen, die hauptsächlich aus sekundärem Ectoderm bestehe. Dagegen sprach sich Boveri aus, und zur Strassens Schüler Müller hat dann gezeigt, daß wenigstens 12 bis 14 sekundäre Ectodermzellen an der Hautbildung beteiligt sind. Nach meinen Beobachtungen bilden sie etwa ein Viertel (hinten dorsal) der ganzen Epidermis. Recht hatte Boveri damals mit seinem Einwurf, »die Annahme (zur Strassens), daß diejenigen Ectoblastzellen, die sich jeweils stärker färben, die Abkömmlinge von *AB*, die mit hellem durchsichtigen Plasma Abkömmlinge von C''« seien, erscheine ihm willkürlich, da »beide Arten von Zellen durch alle Arten von Abstufungen ohne Grenze ineinander übergehen«. Daß aber an manchen Embryonen der besagte Unterschied überhaupt nicht hervortritt, stimmt wohl bei keinem bisher genau untersuchten Rundwurm. Die folgende Argumentation, er (Boveri) halte es für unmöglich, daß die Zellen des Vorderendes, die an Masse einen kleinen Bruchteil des Embryos ausmachen, aus der Zelle *AB*, d. h. aus der größeren Hälfte des Eies stammen, ist wohl sicher nicht richtig. Denn die außer dem Oesophagus dort gelegenen Zellen dürften die Hälfte aller Zellen des Embryo sein. Immerhin ist Boveris Endschluß, daß das sekundäre Ectoderm einen größeren Raum (nicht aber fast die ganze Oberfläche) beim erwachsenen Embryo bedecken mag als bei jüngeren Stadien, durch die späteren Feststellungen durchaus bestätigt. Bezüglich des primären Ectoderms ergibt sich aus dieser Betrachtung, daß es Epidermis-, Nerven- und Sinneszellen und Teile des Vorderdarmes bildet.

Größer noch sind die Differenzen bezüglich des sekundären Ectoderms. Daß ein Teil desselben Epidermis bildet, ist ja gesichert. Auch die übrigen Elemente dieser Familie hält BOVERI für ectodermal, ZUR STRASSEN und MÜLLER dagegen für mesodermal. Der gleiche Widerspruch besteht bezüglich des tertiären Ectoderms. Verfasser hatte sich BOVERI angeschlossen. Die tatsächlichen Grundlagen sind nicht strittig. Vergleicht man meine Fig. 25 (1903) mit MÜLLERS Fig. 3 u. 5, so wird man zugeben, daß die Nachbarschaftsverhältnisse in beiden die gleichen sind. Ein aufgerollter *Cucullanus*-Keim würde der MÜLLERschen, ein ausgebreiteter *Ascaris*-Keim meiner Figur entsprechen. Das wirkliche Schicksal hat keiner von uns beobachtet. Nun möchte ich zunächst bemerken, daß zwar ein Teil der fraglichen Zellen in der Körpergegend liegt, in die sich die Muskelbänder noch erstrecken. Dorthin könnten sich die Mesoblasten aber sehr wohl verschieben, müßten sie doch nach der MÜLLERschen Rollenverteilung kopfwärts noch weiter wandern, um das Vorderende zu erreichen. Anderseits erstrecken sich die tertiären und sekundären Ectodermzellen nach vorn nur bis zur Genitalanlage. In der von ihnen eingenommenen Region kommen also höchstens 16 Muskelzellen zur Entwicklung. Dagegen beanspruchen die Körperdecke, die Nerven- und Sinneszellen der Aftergegend und der Enddarm selbst ein recht beträchtliches Bildungsmaterial. Die Entscheidung steht noch aus. Immerhin zwingt uns einstweilen nichts unsern Standpunkt zu ändern.

Die Angelegenheit hat Bedeutung. Daß die Entodermzellen sich frühzeitig völlig von den übrigen Entwicklungsbahnen trennen, ist wohl nicht so selten, so früh wie bei den Nematoden aber doch wohl noch nicht beobachtet. Ist nun die Anschauung richtig, daß Stomato- und Mesoblasten die gesamte Muskulatur aufbauen, so würden wir auch das ganze Mesoderm von einer Blastomere des achtzelligen Stadiums abzuleiten haben. Es würde sich also eine sehr frühe Trennung der Elemente verschiedener Prospektivität finden, und zwar nach Keimblättern, während Sinnes- bzw. Nervenzellen noch bis spät mit Epidermiszellen im Gemenge liegen bleiben. Im andern Fall würden die Verhältnisse hier sehr ähnlich liegen wie bei Ascidien (CONKLIN, 1905), wo sich auch die organbildenden Gruppen nach und nach aus Zellen verschiedener Abkunft zusammensetzen. Über die weiteren Erörterungen, die sich hier machen ließen, möchte ich nicht vor Lösung der zugrunde liegenden Frage selbst sprechen.

Nachdem wir nun, so gut es geht, die einzelnen Organe und Gewebe der jungen Larve und des erwachsenen Tieres auf einzelne Furchungszellen bezogen haben, können wir einen Schritt weiter auf die frühesten Stadien zurückgehen und fragen, ob das Prinzip der determinierten Entwicklung auch auf den ungefurchten Keim der Nematoden anwendbar ist, d. h. ob die Schicksale der einzelnen Teile des befruchteten Eies auch schon ganz bestimmte sind. Das wäre sicher der Fall, und wir könnten ZUR STRASSENS bezügliche Zeichnungen ohne weiteres adoptieren, wenn wir intracelluläre Materialverlagerungen ausschließen könnten. Daß dieselben bei Tieren überhaupt vorkommen, ist bewiesen von CONKLIN (1905 II.) am Ascidienei, von WILSON (1904) bei den Eiern von *Dentalium*, wo das Material des Dotterlappens sehr lebhafte Bewegungen ausführt und endlich teilweise von einem Pol zum andern strömt. Ähnliche Bewegung beschreibt FISCHEL (1903) für den Inhalt der *Beroë*-Blastomeren beim merkwürdigen Einschneiden der vierten Furche. Auch die Wanderung des Dotters im Ei von *Asplanchna* (JENNINGS 1896) und die häufige Richtungsänderung von Furchungsspindeln läßt sich hierher ziehen.

In allen diesen Fällen ist die Richtung der Bewegung konstant, in dieser Beziehung läßt sich also auch auf die intracellulären Prozesse das Prinzip der determinierten Entwicklung anwenden. Wir könnten es als das beherrschende auch bezüglich des ungefurchten Eies ansehen, wenn wir nicht auch Bewegungsvorgänge kennten, von denen ein konstanter Effekt betreffs der Stoffanordnung in der Zelle noch nicht nachgewiesen ist, so die amöboiden Bewegungen mancher Furchungszellen und die karyokinetischen Strahlungen mit ihren Folgen für die Zellform. In diesen letzteren Fällen wäre denkbar, daß wenigstens zwischen gleichwertigen Bestandteilen des Eies regellose Verschiebungen stattfänden, so daß damit die gesetzmäßige Beziehung einzelner Eiteilchen zu bestimmten Örtlichkeiten in höheren Stadien vereitelt würden. Dasselbe würde der Fall sein, wenn die oben erwähnten intracellulären Ströme nur der Richtung, nicht aber auch dem Umfang nach konstant wären, so daß sie in dem einen Fall noch auf eine Gegend des Keimes weitergreifen würde, die im andern in Ruhe bliebe. Auch das scheint geeignet, eine typische Beziehung zwischen ungefurchtem und gefurchtem Keim zu stören. Einen extremen Fall dieser Art hat uns ZUR STRASSEN an den Dottertröpfchen von *Ascaris* kennen gelehrt, die ursprünglich gleichmäßig verteilt, sich bei den Teilungen AB/P_1, $P_1/EMSt$ und MSt/E

in die stets zu zweit genannte Zelle begeben, alle, oder viele, oder nur die Hälfte. Und doch herrscht hier keine Willkür. Jede Brut verhält sich gleichartig, so daß man vielleicht diese Varietät als bereits im Ovar gebildet ansehen kann. Fast möchte man hier von einer Variabilität der Determination sprechen. — Wo sich dagegen ein konstanter Umfang ergibt, könnten selbst solche Entmischungs- oder Differenzierungsprozesse, wie ihm im *Asplanchna*-Ei der Dotter seine Entstehung verdankt, völlig in den Rahmen des Determinationsprinzips passen, wenn es natürlich auch dem Prinzip der organbildenden Keimbezirke diametral entgegengesetzt ist.

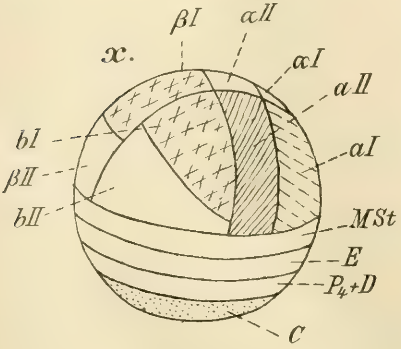
Immerhin ist zu beachten, daß uns in der ganzen organischen Natur nirgends absolute stoffliche Gleichheit begegnet, daß kleine Abweichungen schon bei der Furchung bezüglich der relativen Größe der Zellen vorkommen, wurde bereits oben erwähnt. Und so müßten wir auch wohl beim Nachweis des determinierten Ablaufes der Strömungen im Ei und bei der Ausdehnung des Mosaikprinzips auf den ungefurchten Keim der Nematoden geringe Abweichungen im Umfange der Bewegungen mit in den Kauf nehmen. Übrigens ist zu bedenken, daß individuelle Unterschiede in den morphogenen Einzelprozessen sich bezüglich des Resultates kompensieren könnten.

Bei der Besprechung der organbildenden Keimbezirke müssen wir uns darauf beschränken, wie zur Strassen, einfach entsprechend der beobachteten Bewegungs- und Teilungsrichtung die Blastomeren ins Ei zu projizieren. Es wird einem nicht leicht gemacht, von His' Vorstellungen ein klares Bild zu gewinnen. Gibt er doch in einem 28 Seiten langen Artikel über das Prinzip der organbildenden Keimbezirke (1901), in dem er sich sehr über das geringe Verständnis andrer beklagt, nur zwei Sätze[1], aus denen man einiges, wenn auch nur Negatives, zur näheren Bestimmung seiner Gedanken entnehmen kann. Zunächst soll das Prinzip »eine unmittelbare Folgerung aus den zu machenden Beobachtungen« sein. Dann ist es aber vom Determinationsprinzip verschieden. Denn das war 1875 am Hühnerei nichts weniger als erwiesen. In dieser Beziehung handelt es sich also nur um einen in die allgemeinsten Tatsachen hineingelegten Gedanken. Der zweite Satz betrifft die Ausdehnung des Prinzipes auf das ungefurchte Ei und besagt, daß »die Möglichkeit ihrer (der Theorie) Aufrechterhaltung davon abhängt, ob im Eiplasma oder zwischen den daraus entstehenden Blastomeren Verschiebungen vor sich gehen oder nicht«.

---

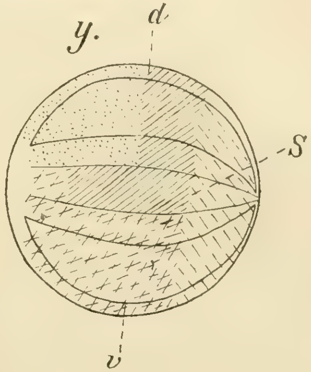
[1] Beide Sätze sind vom Verfasser anscheinend nicht als Erklärungen gedacht, aber doch das einzige, was sich in dem Artikel als solche brauchen läßt.

Für die erste Art der Verschiebung zeigt uns besonders JENNINGS' bereits zitierte Beobachtung am Dotter von *Asplanchna* ein günstiges Beispiel und beweist gemeinsam mit den oben erwähnten ähnlichen Fällen, daß das HISsche Prinzip für den ungefurchten Keim nicht aufrecht zu erhalten ist. Für die Zellverschiebung und die aus ihr resultierenden Verbände, deren Zell- bzw. Plasmamaterial in früheren Stadien nicht beisammen gelegen hat, gibt die Nematodenentwicklung recht lehrreiche Beispiele. Die untenstehende Figur zeigt, in das ZUR STRASSENsche Schema eingetragen, die Ursprungsterritorien der Seitenfelder, die zweite auf der zur Kugelform verkürzt gedachten Larve dieselben Elemente. Man sieht hier leicht, daß dasselbe Organ von recht verschiedenen Teilen des Eies sein Material bezieht.



Textfig. *x*.

Ursprungsterritorien der Epidermis unter Benutzung einer Figur von ZUR STRASSEN (1906). Bezeichnung wie bei BOVERI und sonst in dieser Arbeit gebraucht. Ansicht des Eies von der rechten Seite, etwas von oben und hinten, Die Materialien für die ersten 12 Zellen sind abgegrenzt eingezeichnet, soweit sich ihre Territorien als Furchungsrichtung und Zellverschiebung beurteilen lassen.



Textfig. *y*.

Die Anteile der einzelnen Epidermis bildenden Zellgruppen an letzterer. Embryo durch anteroposteriore Verkürzung zur Kugel umgeformt gedacht. *S*, das dreiteilge Seitenfeld; *d*, Dorsal-, *v*, Ventrallinie. Schraffierungen wie bei Textfig. *x*. Die Schraffierungen mit durchbrochener Linie hypothetisch. Ansicht, da diese Verhältnisse symmetrisch sind, wie von der rechten Seite.

Die Rückenlinie ist doch sicher ein einheitliches Organ, sie bildet sich aber aus Materialien, die im Ei in sehr verschiedenen Territorien gelegen sind. Der vordere Teil ist in der Eizelle nur rechts in der *aII*-Region vertreten, der hintere würde an den äußersten vegetativen Pol zu projizieren sein. Dazu kommt, daß sich Teile beider Distrikte von dorsal her mit Teilen aus der *b*- und *β*-Gegend zur Bildung der Seitenfelder vereinigen.

Durch die mit der Furchung einhergehenden Zellverschiebungen werden diese Divergenzen immer geringer. So liegen im vierzelligen Keim die Verhältnisse schon wesentlich günstiger für das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und noch mehr im Zwölfzellenstadium. Übrigens hat ja auch His das Prinzip im wesentlichen für den gefurchten Keim aufgestellt. Anderseits ist aber selbstverständlich, daß die Lagebeziehungen der Elemente sich mit dem Fortschreiten der Entwicklung mehr und mehr der definitiven Anordnung nähern. Dafür braucht man keine besonderen Prinzipien. Daß trotzdem noch recht spät in der Nematodenentwicklung Prozesse sich abspielen, die getrennte Elemente zusammen führen, zeigt die Bildung der Seitenfelder, bei der mit einem Male Zellen der rechten Körperhälfte zum Aufbau der linken Seitenfelder und umgekehrt herangezogen werden.

Diese Beispiele sind von Organen gewählt, die nur von einem Keimblatt stammen, so daß die Schwierigkeiten, die durch Verbindung verschiedener Keimblätter entstehen, noch gar nicht in Betracht gezogen sind.

Was hier gezeigt werden sollte, ist, daß die Entwicklung nicht (wenigstens nicht bei allen Tieren) durch bloße Delaminationen und Faltungen zustande kommt, sondern auch durch feinere Zellverschiebungsvorgange, durch welche die beteiligten Elemente neue Anschlüsse gewinnen und zum Teil ganz neue Verbände gebildet werden. Es ist also eine einfache Projektion des erwachsenen Tieres ins Ei nach Öffnung, Dehnung, Streichung usw. durchaus nicht in allen Fällen möglich, genau wie sich nicht in allen Fällen die ersten Furchungskugeln als Bildner senkrechter Ausschnitte des definitiven Organismus darstellen.

Sind nun meine Beobachtungen auch nicht geeignet, über die Frage der Autodetermination der Blastomeren Auskunft zu geben, so muß ich doch der Vollständigkeit halber hier noch einmal auf die schönen Beobachtungen zur Strassens hinweisen, die beweisen, daß isolierte Blastomeren sich so furchen, wie sie es als Teile des Ganzen getan haben würden und auch eine Reihe von Bewegungen unabhängig von ihrer normalen Lage im Ganzen regelrecht ausführen. Es begegnen sich die Nematoden hier also mit Gruppen wie Ctenophoren (Chun 1880, Fischel 1897), Gastropoden (Crampton 1896, Wilson 1904), Nemertinen (Zeleny 1904), Ascidien (Chabry 1887, Conklin 1905).

Bei allen diesen Tieren hat man also die zum normalen Ablauf der Furchung bzw. Bewegung notwendigen Kräfte und Reize in der jedesmal in Betracht kommenden Zelle selbst zu suchen. Diese Auffassung haben wir vielleicht auch auf den Gastrulationsprozeß selbst auszudehnen.

Organbildende Substanzen sind bei Nematoden überhaupt noch nicht entdeckt. Doch möchte ich darauf aufmerksam machen, daß, wenn wir mit zur Strassen die ersten Furchen in die Eizelle projizieren, das Entodermmaterial mit dem Mesoderm in einer unter dem Äquator gelegenen Zone enthalten ist. Trotz der völlig abweichenden Furchung würden wir dasselbe in der Eizelle also an demselben Ort treffen wie bei *Strongylocentrotus.*

c. Bedeutung der Rhabditislarven für die Systematik.

Es wären zum Schlusse noch einige Worte über die Bedeutung bzw. Deutung der vorgebrachten Tatsachen in Rücksicht auf die Systematik der Nematoden zu sagen.

Die ersten Teile der Arbeit hatten erwiesen im Zusammenhang mit den Arbeiten von Boveri und andern, daß bei allen Nematoden sich genau dieselbe Furchung abspielt, daß wir das vier-, acht- usw. zellige Stadium bei diesen Formen völlig gleich finden. Auch auf dem Stadium der Blastula herrscht größte Übereinstimmung. Müssen wir nun, dem biogenetischen Grundgesetz folgend, für alle Rundwürmer eine Zellkugel mit geringer Höhlung und etwa 24 Zellen, von denen zwei besonders große die Ernährung besorgten, als Vorfahrenform ansehen? Man wird mir zugeben, daß das recht schwer vorzustellen ist, und daher geneigt sein, die ganzen aus der determinierten Furchung sich ergebenden Verhältnisse der Spezifikationen der Blastomeren nicht ohne weiteres auf die erwachsenen Vorfahren zu übertragen. Man müßte sich vielleicht überhaupt etwas mehr vorsehen, so junge Entwicklungsstadien, wie Blastula und Gastrula, in so hervorragendem Maße zur Grundlage der phylogenetischen Spekulation zu machen. Man tut das doch auch mit dem zwei-, vier- usw. zelligen Stadien nicht, sondern sieht in ihnen nur notwendige Übergangsformen. Irgend eine Blastula oder Gastrulaform muß aber doch auch schließlich jeder tierische Organismus durchlaufen, um ein Gebilde aus mehreren gesonderten Schichten zu werden. Man brauchte also in Blastula und Gastrula auch nur notwendige Übergangsbildung zu sehen.

Fassen wir so die determinierte Entwicklung und die sie veranlassende Selbstdifferenzierung als cenogenetisch auf[1], so würden wir annehmen, daß in der Entwicklung der Natur ursprüngliche abhängige Differenzierung in Selbstdifferenzierung überging. Dabei könnte der ursprüngliche Differenzierungsmodus sich häufig unterstützend, gewissermaßen als doppelte Sicherung erhalten haben, wenn er dann für unsre Beobachtung auch von dem Selbstdifferenzierungsprozeß verdeckt wäre. Ein Beispiel hierfür wären die für die Linsenbildung von Lewis (1904), Spemann (1905 und 1907) und King (1905) beigebrachten Tatsachen. Auch die von Braus (1906) beobachteten Verhältnisse bei der Entbindung der Froschextremität aus dem Kiemendeckel sprächen für Übergang von abhängiger in Selbstdifferenzierung.

---

[1] Daß der eben gegebene Gedankengang nicht der einzige mögliche ist, werden wir unten sehen.

Nehmen wir nun an, von den Vorfahren der Nematoden habe keiner so ausgesehen wie die heutige Blastula, woher dann die Übereinstimmung? Konvergente Züchtung? Mir scheint es schwer vorstellbar, daß bei verschiedenen, wenn auch sehr ähnlichen Tieren die gleichen Bedürfnisse einer raschen Ausbildung den physiologischen Prozeß des Werdens in so genau gleiche Bahnen gedrängt haben sollte. Es will mir vielmehr wahrscheinlicher erscheinen, daß schon die den Nematoden gemeinsamen Vorfahrenformen dieselbe determinierte Entwicklung zeigten, wie die jetzigen Vertreter der Gruppe.

Damit würden wir ein wichtiges Mittel in die Hand bekommen, um über die nahe Verwandtschaft einer Tierform mit dem Kreise der parasitischen Rundwürmer entscheiden zu können. Von *Mermis* kann ich angeben, daß das was ich von ihren Embryonen gesehen habe, mit den Verhältnissen bei den übrigen Nematoden übereinstimmt, wie wohl überhaupt für diese Gattung die Zugehörigkeit zu unsrer Würmerklasse feststeht (vgl. M. Rauther 1907). Über *Gordius* kann ich leider keine Angaben machen, da mir kein Material zur Verfügung stand.

Nach unsrer Auffassung könnte also die *Rhabditis*-Larve ein Durchgangsstadium gewesen sein, das die Vorfahren der jetzigen Nematoden schon ebenso oder ähnlich besessen hätten, ohne jemals im ausgebildeten Zustand rhabditiform gewesen zu sein. Die jetzt lebenden Rhabditiden wären dann als neotenisch anzusehen. Ich kann hier auf die Frage der Neotonie nicht eingehen, möchte jedoch bemerken, daß ebensowohl die jetzige Gattung *Rhabditis* für ursprünglich gelten kann und die höher entwickelten Nematodenformen für abgeleitet. Ich selbst neige der letzteren Meinung zu. Das habe ich am andern Orte (1907) begründet und dort auch den sich ergebenden Schluß gezogen, daß die Schneidersche Systematik im Prinzip zu Recht besteht und seine Meromyarier als die niedrigste Gruppe der Nematoden anzusehen sind.

Es würde sich hier möglicherweise eine Gelegenheit bieten, über das wirkliche Alter cenogenetischer Fälschungen nachzuforschen. Ist die *Rhabditis*-Larve mit ihrem typischen Bau und ihrer determinierten

Entwicklung wirklich der Ausgangsform der Nematoden nahe, so daß wir sagen können der gemeinsame Vorfahr der Nematoden besaß bereits dieselbe oder eine sehr ähnliche Ontogenie wie die jetzt lebenden Arten, so sind die cenogenetischen Formen dieser Entwicklung so alt wie die Klasse der Rundwürmer selbst. Es scheint nun allerdings gerade bei diesen skeletlosen Tieren das geologische Alter schwer festzustellen. Immerhin bietet ihre Verbreitung in den Wirtstieren einen Anhalt und aus IHERINGS (1903) Beobachtungen geht hervor, daß die Entozoen ein alter Stamm des Tierreichs sind und manche ihrer Arten sicher bis ins Miocän zurückreichen.

Die Verbreitung der Gattung *Ascaris* und ihrer Unterabteilungen läßt die Vermutung aufsteigen, daß diese Parasiten sich mit dem Stamm der kranioten oder wenigstens der gnathostomen Wirbeltiere entwickelt haben. Damit würden wir endoparasitische Nematoden bis ins obere Silur ansetzen können, und diese würden nach der oben gegebenen Ableitung auch von jener Urform mit determinierter Entwicklung abstammen. Es würde uns das dazu führen, denStammbaum der Nematoden und mit ihm die Existenz der Mosaakeier bis in die ältesten geologischen Epochen zurückreichen zu lassen, aus denen wir Fossilien kennen.

Dieser sehr hypothetischen Betrachtung können wir zum Schluß würdig ein paar Worte darüber anreihen, ob die Mosaikeier den Regulationseiern gegenüber nicht das primäre Verhalten zeigen, im Gegensatz zu dem oben S. 227 Bemerkten. Besonders könnte man, gestützt auf ihre außerordentliche Verbreitung, die deskriptiv determinierte Entwicklung mit demselben Recht für palingenetisch nehmen, wie die Invaginationsgastrula. Man könnte die einzelnen Formen dieser Entwicklung entstanden denken als Modifikationen des Teilungsmosaiks, das bei einigen Protozoenkolonien besteht, z. B. bei *Eudorina*, *Volvox*, *Gonium* (BÜTSCHLI 1882).

Die ganze Frage erscheint prinzipiell nicht bedeutungslos, ihre Behandlung stößt aber auf mancherlei Schwierigkeiten und würde uns hier zu weit führen.

Rückblick.

Zum Schluß fassen wir die Hauptresultate unsrer Nematodenuntersuchungen zusammen.

I. a. Cöloblastula und Placula, epibolische und Invaginationsgastrula treten bei den einzelnen Arten der Rundwürmer in verschiedenem Maße für einander ein und erweisen sich dadurch als unbedeutende Varietäten derselben Grundform.

b. Der Urmund schließt sich völlig und steht in keiner Beziehung zu den Körperöffnungen. Ebenso obliteriert der Urdarm vollständig.

c. Ein Cölom besitzen die Nematoden nicht, sondern eine primäre Leibeshöhle, demgemäß haben wir auch bei ihnen keinen Mesoblast, sondern ein Mesenchym vor uns, wenn auch die ausgebildete Muskulatur einer Epithelmuskularis ähnelt.

d. Subcuticula und Längsfelder bilden zusammen die ectodermale Epidermis, die Matrix der Subcuticula. Sie bestehen aus fünf Reihen großer Zellen, deren Körper mit den Kernen in den Längslinien liegen. Während sich hinten nur in den in sich wieder symmetrisch gebauten Seitenlinien Kerne finden, und zwar je drei Reihen, kommen vorn in jeder Längslinie Kerne vor.

e. Die Muskulatur sondert sich aus den einschichtigen, neben dem Darm gelegenen Mesodermplatten in die vier Muskelbänder, die meromyaren Bau zeigen. Bindegewebskerne fehlen im mittleren Körperteil der Larve.

f. Der Vorderdarm besteht aus ectodermalen Elementen: den Drüsen und sog. Kantenzellen usw., und den von den Stomatoblasten gelieferten mesodermalen Muskelzellen.

Der Mitteldarm bildet sich aus zwei entodermalen Zellreihen und erhält sein Lumen ohne Zusammenhang mit dem Urdarm durch Spaltbildung zwischen beiden Reihen.

Der Enddarm wird vermutlich von Ecto- und Mesoderm gebildet.

g. Die Geschlechtszellen zeigen früh von den somatischen differente Kerne.

II. h. Die Nematodenentwicklung ist völlig determiniert von der ersten Furchung bis zur Geburt des typischen jungen Rundwurms. Das Mosaikprinzip zeigt sich in manchen Fällen noch über diesen Zeitpunkt hinaus nicht nur dadurch, daß die einmal gewonnene Konstanz histologischer Elemente fürs Leben erhalten bleibt, sondern auch darin, daß noch spätere Zellteilungen determiniert verlaufen.

i. Die Entwicklung stimmt auf jungen Stadien bei allen Nematoden überein, bis zur Geburt treten in den meisten Organen nur höchst geringfügige Speciesunterschiede auf. Auch beim erwachsenen Tier gibt es Organsysteme, die innerhalb derselben Gattung Zelle für Zelle übereinstimmen.

k. Jede einzelne Zelle mancher Organe wächst im individuellen Leben erstaunlich, und bei nächstverwandten Arten sind homologe

Zellen sehr verschieden groß. Daher kann weder der Ansicht, die Zellgröße sei für eine Art oder kleine Gruppe konstant, noch der, daß dieselbe von der Chromosomenzahl abhänge, über den Kreis hinaus, für den sie ermittelt wurde, Bedeutung zukommen.

l. Außer Situs inversus kommen einige noch unerklärte räumliche Abnormitäten zur Beobachtung. Die zeitliche Konstanz der Entwicklung ist labiler.

m) Die erste Ursomazelle (Stad. 2) liefert die ectodermalen Teile des Oesophagus, etwa $^3/_4$ der Epidermis, Sinnes- und Nervenzellen. Die zweite Ursomazelle (Stad. 4) liefert aus ihrer hinteren Tochterblasomere (Stad. 8) den Mitteldarm, aus der vorderen vermutlich das Bindegewebe und die Muskulatur, die dritte Ursomazelle (Stad. 8) liefert $^1/_4$ Epidermis, ferner vermutlich Nerven- und Sinneszellen, die vierte (Stad. 24) ebenfalls das letztere, außerdem die Epithel- und Drüsenzellen des Enddarmes.

n) Ob man das Determinationsprinzip auf den ungefurchten Keim anwenden kann, ist wahrscheinlich, doch nicht sicher.

III. o. Die meromyare Nematodenlarve ähnelt in der Muskelanordnung sehr den Oxyuren und läßt die Meromyarier als die primitivste Nematodengruppe, mithin das SCHNEIDERsche System in seinen Grundzügen als berechtigt erscheinen.

Literaturverzeichnis.

1. APÁTHY. 1893. Über die Muskelfasern von Ascaris usw. Zeitschr. wiss. Mikrosk. Bd. X.
2. — 1907. Meine angebliche Darstellung des Ascaris-Nervensystems. Zool. Anz. Bd. XXXII.
3. BAGGE. 1841. De evolutione Strongyli auricularis et Ascaridis acuminatae dissertatio. Erlangae.
4. BONNEVIE. 1901. Chromatindiminution bei Nematoden. Jenaische Zeitschr. f. Nat. XXXVI. Bd. (N. F. 29).
5. BOVERI. 1892. Über die Entstehung des Gegensatzes der Geschlechtszellen und der somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Phys. München Bd. VIII.
6. — 1899. Die Entwicklungsgeschichte von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschrift zum 70. Geburtstag von Karl v. Kupffer. Jena.
7. — 1905. Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jenaische Zeitschr. f. Nat. Bd. XXXIX.

8. Braem. 1895. Was ist ein Keimblatt? Biol. Centralbl. Bd. XV.
9. H. Braus. 1906. Vordere Extremität und Operkulum bei Bombinator-Larven. Morphol. Jahrb. Bd. XXXV.
10. Bütschli. 1876. Zur Entwicklungsgeschichte des Cucullanus elegans. Diese Zeitschr. Bd. XXVI.
11. — 1882. Protozoen in Bronns Klassen und Ordnungen. Bd. I.
12. Chabry. 1887. Contributions à l'embryologie normale et pathologique des ascidiens simples. Journal de l'Anatomie et de Physiol.
13. Chun. 1880. Ctenophoren. Fauna und Flora des Golfs von Neapel I.
14. Cobb. 1888. Beiträge zur Anatomie und Ontogenie der Nematoden. Jenaische Zeitschr. Bd. XXIII. (N. F. 16).
15. E. G. Conklin. 1897. The Embryologie of Crepidula. Journ. of Morph. Vol. XIII.
16. — 1903. Cause of Inverse Symmetry. Anat. Anz. Bd. XXIII.
17. — 1905 I. Mosaïkdevelopment in Ascidian Egg. Journ. exper. Zool. II.
18. — 1905 II. The Organization and Cell-Lineage of the Ascidian Egg. Journ. of the Acad. of Nat. Sc. Philadelphia. Bd. XIII.
19. Conte. 1902. Contributions à l'embryologie des Nématodes. Annales de l'Université de Lyon I. 8.
20. Crampton. 1896. Experimental Studies on Gastropod Development. Arch. Entwicklungsmech. III.
21. Diesing. 1851. Systema Helminthum.
22. H. Driesch. 1898. Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse. Arch. Entwicklungsmech. Bd. VI.
23. Dimon. 1901. Experiments on Cutting off Parts of the Cotyledons of Pea and Nasturtium seeds. Biol. Bull. II.
24. Dujardin. 1845. Histoire naturelle des Helminthes. Paris.
25. Ehlers, 1899. Zur Kenntnis der Anatomie und Biologie von Oxyuris curvula Rud. Arch. f. Naturg. Bd. LXV. I.
26. Fischel. 1897, 98. Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei. Arch. Entwicklungsmech. Bd. VI u. VII.
27. — 1903. Entwicklung und Organdifferenzierung. Arch. Entwicklungsmech. Bd. XV.
28. B. Gabriel. 1853. De Cucullani elegantis vivipari evolutione. Diss. Berolini.
29. Galeb. 1878. Organisation et Développement des Nématodes. Arch. Zool. expér.
30. Ganin. 1878. Über die Entwicklung der Pelodera teres. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII.
31. Goette. 1882. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. I. Leipzig.
32. R. Goldschmidt. 1904. Histologische Untersuchungen an Nematoden. II. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. 21.
33. — 1903. Histologische Untersuchungen an Nematoden. I. Die Sinnesorgane von Ascaris lumbricoides u. megalocephala. Zool. Jahrb. Abt. f. Morph. Bd. XVIII.

34. R. Goldschmidt. 1906. Mitteilungen zur Histologie von Ascaris. Zool. Anz. Bd. XXIX.
35. — 1907. Einiges vom feineren Bau des Nervensystems. Verhandlungen d. deutsch. Zool. Ges.
36. Halley. 1885. Recherches sur l'Embryogénie et sur les Conditions du Développement de quelpues Nématodes. Paris.
37. Hamann. 1892. Zur Entstehung des Exkretionsorgans, der Seitenlinien und der Leibeshöhle der Nematoden. Centralbl. f. Bact. u. Paras. Bd. XI.
38. Harm. 1902. Die Entwicklungsgeschichte von Clava squamata. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII.
39. Heiberg. 1907. Über die erhöhte Größe der Zelle und deren Teile bei dem ausgewachsenen Tier, verglichen mit dem noch nicht ausgewachsenen. Anat. Anz. Bd. XXXI.
40. O. Hertwig. 1906. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.
41. R. Hertwig. Lehrbuch der Zoologie.
42. W. His. 1875. Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig.
43. — 1901. Das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und die Verwandtschaft der Gewebe. Arch. f. Anat. und Entwicklungsgesch.
44. Jammes. 1894. Recherches sur l'organisation et le développement des Nématodes. Thèse. Paris.
45. H. S. Jennings. 1886. The Early Development of Asplanchna Herrickii de Guerne. Bull. Mus. Comparative Zool. Cambridge. Bd. XXX.
46. Ihering. 1903. Die Helminthen als Hilfsmittel zoogeographischer Forschung. Zool. Anz. Bd. XXVI.
47. H. D. King. 1905. Experimental Studies on the Eye of the Frog Embryo. Arch. Entwicklungsmech. Bd. XIX.
48. Kölliker. 1843. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Müllers Archiv.
49. A. Lang. 1894. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Jena.
50. — 1884. Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel XI. Monographie.
51. Leuckart. 1876. Die Parasiten des Menschen.
52. W. H. Lewis. 1904. Experimental Studies on the Development of the Eye in Amphibia. 1. On the Origin of the Lens. Amer. Journ. Anat. Vol. III.
53. Th. List. 1893. Zur Entwicklung des Pseudalius inflexus. Biolog. Centralbl. Bd. XIII.
54. — 1894. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden. Inaug.-Diss. Jena.
55. Loos. 1896. Über den Bau des Oesophagus bei einigen Ascariden. Centralbl. f. Bakteriol. Bd. XIX.
56. Martini. 1903. Über Furchung und Gastrulation bei Cucullanus elegans Zed. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV.
57. — 1905—07. Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. I. u. II. (Die ersten Teile dieser Arbeit.) Diese Zeitschr. Bd. LXXXI u. LXXXVI.

58. Martini. 1906. Die Nematodenentwicklung als Mosaikarbeit. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft.
59. — 1907 II. Die Konstanz histologischer Elemente bei erwachsenen Nematoden als Folge determinierter Entwicklung. Sitzungsberichte der naturforschenden Gesellschaft zu Rostock.
60. — 1908. Zur Anatomie der Gattung Oxyuris und zur Systematik der Nematoden. Zool. Anz.
61. Meissner. 1853. Beiträge zur Anatomie und Physiologie von Mermis albicans. Diese Zeitschr. Bd. V.
62. — 1855. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gordiaceen. Ebenda. Bd. VII.
63. Metschnikoff. 1881. Vergleichend embryologische Studien. Ebenda. Bd. XXXVI.
64. H. Müller. 1903. Beitrag zur Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala. Zoologica. Heft 41. Bd. XVII.
65. Nassonow. 1897. Zur Anatomie und Biologie der Nematoden. Arbeiten aus dem zoologischen Laboratorium der Warschauer Universität. Nach Referat von Braun in Centralbl. f. Bakteriol. Bd. XXV.
66. Natanson. 1878. Embryonalentwicklung von drei Oxyurisarten aus Periplaneta; mitgeteilt von Ganin auf der Versammlung russischer Naturforscher in Warschau im September 1876. (Referat von Hoyer in dieser Zeitschrift. Bd. XXIII.)
67. Nelson. 1852. On the Reproduction of Ascaris mystax. Philosophical Transactions.
68. C. Neuhaus. 1903. Die postembryonale Entwicklung der Rhabditis nigrovenosa. Jenaische Zeitschr. Bd. XXXVII.
69. Pfeffer. 1901. Pflanzenphysiologie. II. Aufl. Bd. II. Leipzig.
70. Radkewitsch. 1872. Zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden. (Referat in Hoffmann u. Schwalbes Jahresber. 1873 f. 1872.
71. Raillet. 1883. Sur le Mâle de l'Oxyure du Cheval (Oxyuris curvula Rud.). Bull. Soc. Zoologique de France. Bd. VIII.
72. M. Rauther. 1907. Beiträge zur Kenntnis von Mermis albicans v. Sieb. mit besonderer Berücksichtigung des Hautnerven-Muskelsystems. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Morph. Bd. XXIII.
73. Rhumbler. 1902. Zur Mechanik des Gastrulationsvorganges. Arch. Entwicklungsmech. Bd. XIV.
74. Reichert. 1846. Der Furchungsprozeß und die sogenannte Zellenbildung um Inhaltsportionen. Müllers Archiv. Bd. X.
75. Rudolphi. 1819. Entozoorum Synopsis. Berolini.
76. W. Roux. 1887. Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Copulationsrichtung des Eikernes und Spermakernes. Gesammelte Abhandlungen (1895). Nr 21.
77. F. Schaudinn. 1903. Studien über krankheitserregende Protozoen. II. Plasmodium vivax. Arbeiten k. Gesundheitsamt. Bd. XIX.
78. Schneider. 1866. Monographie der Nematoden. Berlin.
79. O. Schultze. 1899. Über das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie im Verlauf der Entwicklung. Arch. mikroskop. Anatomie. Bd. LV.

80. O. Seeliger. 1904. Tunicaten. Heft 44—47. Bronns Klassen und Ordnungen des Thierreichs. III. Bd. Supplement.

81. H. Spemann. 1895. Zur Entwicklung des Strongylus paradoxus. Zool. Jahrb. Abt. f. Morph. VIII. Bd.

82. — 1905. Über Linsenbildung nach experimenteller Entfernung der primären Linsenbildungszellen. Zool. Anz. Bd. XXVII.

83. — 1907. Neue Tatsachen zum Linsenproblem. Zool. Anz. Bd. XXXI.

84. Strubell. 1888. Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Rübennematoden. Heterodera Schachtii. Bibliotheca zoologica. Heft 2.

85. Wandollek. 1892. Zur Embryonalentwicklung des Strongylus paradoxus. Archiv f. Naturgesch.

86. E. B. Wilson. Experimental Studies on Germinal Localization. II. Patella and Dentalium. Journ. of experim. Zool. Bd. I.

87. Woltereck. 1904. Beiträge zur praktischen Analyse der Polygordius entwicklung. Arch. Entwicklungsmech. Bd. XVIII.

88. Zeleny. 1904. Experiments on the Localization of Developmental Factors in the Nemertine Egg. Journ. of exp. Zool. Bd. I.

89. H. E. Ziegler. 1895. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Diese Zeitschr. Bd. XL.

90. Zoja. 1896. Untersuchungen über die Entwicklung der Ascaris megalocephala. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLVII.

91. — 1895. Sullo sviluppo de blastomeri isolati delle uova di alcune meduse. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. I und II. 1895.

92. Zur Strassen. 1892. Bradynema rigidum. Diese Zeitschrift. Bd. LIV.

93. — 1896. Embryonalentwicklung von Ascaris megalocephala. Arch f. Entwicklungsmech. Bd. III.

94. — 1903. 1906. Die Geschichte der T-Riesen von Ascaris megalocephala als Grundlage zu einer Entwicklungsmechanik dieser Spezies. Zoologica. Heft 40. Bd. XVII.

Die Augen von Apus productus.

Von

Dr. Wilhelm Wenke.

(Zoologisches Institut Berlin.)

Mit Tafel VII und 13 Figuren im Text.

Weibchen von *Apus productus* traten in der Umgebung Berlins im Jahre 1901 zahlreich auf und wurden in den darauf folgenden Jahren nicht wieder gefunden, bis ich sie 1906 und 1907 bei Fürstenbrunn in größerer Anzahl sammeln konnte. Im kalten Frühling des Jahres 1908 erreichten sie nur $^2/_3$ ihrer Größe.

Angeregt durch HESSES »Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren« (1901), kam es mir darauf an, die Augen von *Apus productus* auf den feineren Bau hin zu untersuchen.

Was an älterer Literatur vorliegt, bezieht sich auf die Beschreibung der äußeren Anatomie der Augen von *Apus cancriformis*. Als Arbeiten dieser Art liegen die Beobachtungen von ZADDACH[1] und J. MÜLLER[2] vor.

GRENACHER beschreibt in seinen »Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden« (1879) die Augen von *Apus cancriformis* wie folgt: »Vor den eigentlichen Kegeln, aber noch innerhalb der Hüllmembran habe ich noch die abgeflachten SEMPERschen Kerne nachzuweisen vermocht.

Bei den Augen beider Gattungen[3] sind die Retinulae in ihrer ganzen Länge gleichmäßig entwickelt und umgreifen eine Strecke weit das Hinterende der Kegel. Wie weit, kann ich so genau nicht angeben, da der Erhaltungszustand meines Materials die vordere Grenze (besonders bei *Branchipus*) festzustellen nicht gestattete. Daß die Retinula aus fünf Zellen besteht, zeigt der Querschnitt durch dieselben bei *Branchipus*; bei *Apus* bin ich nicht so glücklich gewesen, brauchbare

---

[1] ZADDACH, De Apodis cancriformis anatome et historia evolutionis. Bonnae 1841.

[2] J. MÜLLER, Fortgesetzte Untersuchungen usw. — l. s. c. S. 54.

[3] *Apus* und *Branchipus*.

Querschnitte zu erhalten, konnte dafür aber um so sicherer die Zahl der hier recht ansehnlichen Kerne der Retinulazellen feststellen, und diese weisen auf dieselbe Zusammensetzung hin. Bei *Apus* liegen diese Kerne dicht vor dem inneren Ende der Retinula.

Bei *Branchipus* ist das Rhabdom beinahe von derselben Länge wie die Retinula, bei *Apus* aber viel kürzer; bei beiden läuft es nach hinten in eine Spitze aus. Diese Zuspitzung geschieht aber bei *Apus* so rasch, daß man das Rhabdom als konisch gegenüber dem von *Branchipus*, das eher cylindrisch ist, bezeichnen muß. Bei *Branchipus* stößt dasselbe nach vorn an die ihm entgegenkommende Spitze des Komplexes der Kristallkegelzellen, bei *Apus* fügt es sich an den hinteren etwas unregelmäßig gestalteten Pol des Kegels selbst an. Bei beiden habe ich deutliche Längslinien als Andeutung des Hervorgehens aus Einzelstäbchen gesehen.«

Einen hervorragenden Fortschritt in der Kenntnis des Sehorgans verdanken wir Hesses »Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren« (1901). Er hat in dieser Arbeit zum ersten Male die Vermutung ausgesprochen, daß die Anfangsorgane der lichtempfindlichen Elemente bei allen Arthropoden nach demselben Grundplane gebaut sind: »Es sind Stiftchensäume, deren Einzelstiftchen das gewöhnlich verdickte Ende einer Neurofibrille bildet, welche ihrerseits durch die Sehzelle hindurch in deren Nervenfortsatz verläuft und in diesem wahrscheinlich zum Centralorgan (Ganglion opticum oder Gehirn) geht. So wäre also jedes Stiftchen durch eine kontinuierliche Leitung mit einer centralen Zelle verbunden.

Die Stiftchensäume selbst sind in verschiedener Weise modifiziert. In vollkommenster Ausbildung zeigt jedes Stiftchen an seiner Basis eine rundliche oder längliche Verdickung, ein Knöpfchen, an welches sich dann die Fibrille anschließt; zwischen der Lage der Knöpfchen und dem granulierten Zellplasma liegt eine helle Zone, die Schaltzone, in der die Fibrillen am deutlichsten zu Tage treten, während sie zwischen den Granulationen des Zellplasmas oft ganz verschwinden. Stiftchensäume in dieser Ausbildung begegnen uns in allen Gruppen (z. B. *Lithobius*, *Machilis*, *Steatoda*, *Palaemon*). Die Knöpfchen und die Schaltzone werden nicht selten vermißt (z. B. *Euscorpius*), die Stiftchen und die Neurofibrillen jedoch sind notwendige Bestandteile des Stiftchensaums. Die Ausbildung der Stiftchen wechselt sehr: sie können von verschiedener Länge sein, zuweilen ganz kurz bleiben und selbst zu plättchenartigen Bildungen (*Helophilus*-Stirnauge) werden. Weiter können sie in ihrer Substanz mehr oder weniger verändert sein — was sich zunächst an ihrer verschiedenen Färbbarkeit kund gibt, ja ich zweifle nicht, daß sie zuweilen eine cuticuläre Beschaffenheit annehmen. Das wird besonders deutlich, wenn sie eng (vielleicht durch eine Kittsubstanz) miteinander verbunden sind — wobei man wenigstens ihre gesonderte Existenz an dünnen Schnitten noch erkennen kann (z. B. *Dyticus*-Komplexauge) — oder wenn sie ganz zu einer homogenen Masse verschmolzen sind (Rhabdomeren der Phryganeenlarven).«

Parker hat bereits früher (1891) bei *Astacus* und *Serolis* die Stiftchensäume gefunden. Die Vermutung Hesses, daß sich bei allen Crustaceen die zur Lichtempfindung bestimmten Elemente im Auge als mehr oder weniger umgebildete Stiftchensäume ausweisen werden, hat sich für *Apus productus* als richtig herausgestellt.

Die Augen von *Apus productus* wurden in jüngster Zeit von N. v. Zograf[1] und von M. Nowikoff[2] untersucht. Beide Forscher studierten vornehmlich die Frontalorgane und das Medianauge. Ich werde im folgenden auf die Ergebnisse ihrer Arbeiten bei den betreffenden Organen noch zu sprechen kommen.

Technik.

Um sichere Erfolge zu erzielen, verwendete ich neun der gebräuchlichsten Konservierungsflüssigkeiten, von denen sich vor allem jene nach Zimmer als die beste erwies; auch die nach Carnoy und Bouin lieferten brauchbare Präparate. Um ein schnelleres Eindringen der Flüssigkeiten in die Augen der Tiere zu bewirken, trennte ich am Fundorte den Kopf ab. Die Objekte führte ich durch die vier von Samassa angegebenen Flüssigkeiten und bemerke, daß mit Ausnahme der zweiten ein allzu langes Verweilen in den Flüssigkeiten den Objekten schadet. Unter Anwendung von Mastix-Collodium erhielt ich brauchbare Schnitte von 5 Mikron Dicke. Als Entpigmentierungsmethode wendete ich jene von Hennings, später aber dauernd die von Grenacher an, welche schneller wirkt; eine zu lange Einwirkung der Entpigmentierungsflüssigkeit ist den Präparaten nachteilig. Die nach der Methode von Zimmer fixierten Augen entpigmentierten sich am schnellsten: nach 2—3 Minuten; die nach Carnoy fixierten verloren das Pigment nach 3—4 Minuten, während die Entpigmentierung der nach Bouin behandelten Schnitte 15—20 Minuten dauerte. Osmiumsäure und alle heißen Fixierungsflüssigkeiten machen das Pigment unzerstörbar; dasselbe gilt von überhitztem Paraffin.

---

[1] N. v. Zograf, Das unpaare Auge, die Frontalorgane und das Nackenorgan einiger Branchiopoden. Berlin 1904.

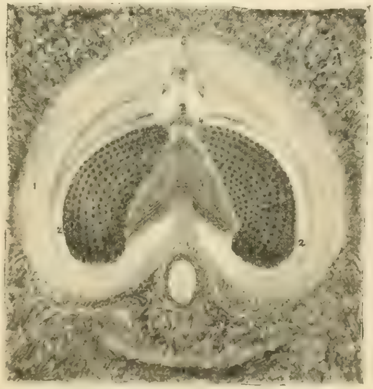
[2] M. Nowikoff, Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. Diese Zeitschr. 1905. Bd. LXXIX.

Mit den drei besten Fixierungsmethoden kombinierte ich 18 Färbungen und fand, daß Thionin und die Färbung nach Heidenhain die besten sind; diese Behandlung eignet sich vor allen andern für den Nachweis der feinsten nervösen Elemente des optischen Apparats. Man färbt die Schnitte 24 Stunden in Thionin, reduziert 8—10 Sekunden mit Bismarckbraun, wäscht schnell mit $30^0/_0$igem Alkohol aus und färbt 15 Minuten nochmals mit Thionin, wäscht im steigenden Alkohol wieder etwas aus und kontrolliert unter dem Mikroskop.

Annähernd gute Ergebnisse lieferte die kombinierte Färbung mit Hämatoxylin und Bismarckbraun, desgleichen nach Gieson.

Makroskopische Anatomie.

Das Sehvermögen ist bei *Apus productus* auf die beiden Komplexaugen (zusammengesetzte Augen) und das Medianauge (Larven-, Nauplius- oder unpaares Stirnauge) verteilt. Inmitten einer Stirnerhebung zeigen sich (Textfig. I), von einer hellen Zone (Nr. 1) umgeben, die verhältnismäßig kleinen und in ihrem Umriß etwa bohnenförmigen Komplexaugen (Nr. 2) dicht zusammengerückt. Die Längenausdehnung der farblosen Zone beträgt, über ein Komplexauge hinweggemessen, 2,2 mm, ebensoviel mißt auch die größte Breite derselben. Die mittlere Breite eines Komplexauges ist 0,4 mm, die Länge 1 mm. Mit ihrem vorderen schmaleren Rande nähern sie sich bis auf einen Abstand von $^1/_2$ mm und divergieren in ihrem hinteren Abschnitte, so daß ihr größter Abstand voneinander ungefähr 1 mm beträgt. Von dem hinteren breiten Rande zieht je ein Strang dunkler Fasern nach vorn, desgleichen ein Zug von dem schmalen Vorderende; beide vereinigen sich zu einem Strange, der der Medianlinie entlang zieht und ins unpaare Auge übergeht. Außerdem verbinden feine Faserzüge in schräger Richtung den medianen Hauptstrang mit der Konkavseite der Komplexaugen. Das



Textfig. I. Stirnteil: 21/1.
1. Helle Zone. 2. Komplexauge. 3. Medianauge. 4. Seitenaugenbecher. 5. Wülste. 6. Delle.

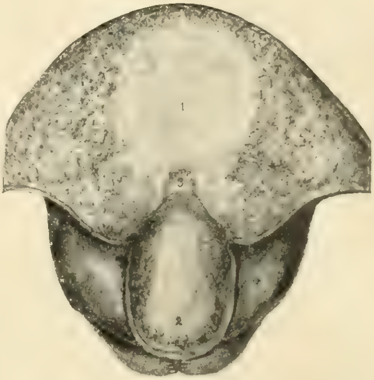
Medianauge schimmert als blaugrüner Fleck an dem konvergierenden Vorderende der zusammengesetzten Augen hindurch (Nr. 3). Bei genauerer Betrachtung sieht man auch die Nervenmassen der beiden seitlichen Augenlappen oder Seitenaugenbecher (Nr. 4). Über die drei Augen erhebt sich das bucklig vorgewölbte Körperintegument, indem es gewissermaßen für alle drei Augen eine gemeinsame Cornea bildet. Diese zieht glatt über die Augen hinweg und zeigt keine Felderung, so daß man von facettierten Augen nicht reden kann.

Genau über der Mitte des unpaaren Auges zeigt die Cornea zwei braune, dicht aneinander liegende und nur durch eine verschlossene Einsenkung voneinander getrennte Wülste, welche quer zur Medianlinie stehen (Nr. 5). Ihre Längenausdehnung beträgt 0,1 mm. Diese Wülste bilden den verschlossenen Anfang eines kurzen Rohres, welches mit einer Öffnung dicht an dem Medianauge endet. Den Verlauf desselben habe ich auf Schnitten verfolgt und werde seinen Bau im mikroskopischen Teile der Arbeit behandeln.

Gleichfalls in der Medianlinie, dem unpaaren Auge entgegengesetzt, also vom Komplexauge caudal liegt eine bei *Apus productus* ovale (bei *Apus cancriformis* runde) Delle mit durchscheinender Membran, die von einem braunen Chitinwalle umrahmt ist (Nr. 6). Das Ganze gleicht einem ovalen Handspiegel ohne Griff. Die große Achse beträgt 0,6 mm, die kleine 0,3 mm. Schäffer hielt dieses Gebilde für das Naupliusauge. Zaddach widerlegte die Ansicht Schäffers und stellte das Vorhandensein von nervösen Elementen sehr in Frage. Nach Gerstäcker in »Bronns Klassen und Ordnungen« scheint »das bis jetzt rätselhafte ‚unpaare Sinnesorgan' von *Apus* wenigstens morphologisch eher auf den Haftapparat im Nacken der Cladoceren und Limnadiden zurückgeführt werden zu müssen.« Nach meinen makro- und mikroskopischen Befunden kann ich feststellen, daß dieses Organ bei *Apus productus* mit dem Sehvorgange nichts zu tun hat.

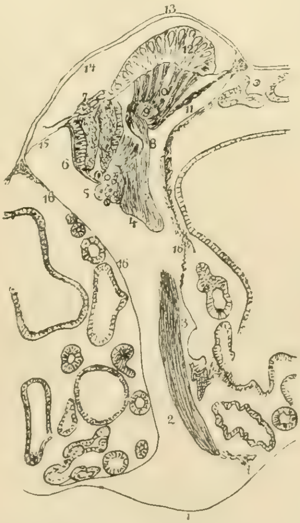
Betrachtet man die Unterseite des Kopfes von *Apus productus*, so fällt auch hier sofort eine ungefärbte Zone auf, genau wie in der Augengegend der Dorsalseite (Textfig. II Nr. 1).

An der Ansatzstelle der Oberlippe (Nr. 2) wird die Chitinschicht glashell durchsichtig (Nr. 3). Präpariert man an dieser Stelle, so trifft man auf einen geräumigen Gang, der direkt zum ventralen Lappen des Medianauges führt. Um den Verlauf dieses Ganges auch mikroskopisch zu verfolgen, fertigte ich Sagittalschnitte an, die mir die makroskopischen Befunde bestätigten (Textfig. III). Zieht man in Betracht, daß das Tier auch mit der Unterseite nach oben gekehrt schwimmt und daß der untere Augenbecher schon seiner Lage wegen kein Licht von der Dorsalseite erhalten kann, so liegt die Vermutung nahe, daß dieser Gang dem Medianauge Licht zuführt, also ein Lichtschacht (Nr. 2) ist, der nach außen durch ein glashelles Fenster abgeschlossen wird.



Textfig. II. Unterseite des Kopfes: 21/1.
1. Helle Zone. 2. Oberlippe. 3. Fenster des Lichtschachtes. 4. Mandibel.

Die Präparation von der Ventralseite aus zeigt, daß alle drei Augen mit den nervösen Elementen, also dem Ganglion opticum und dem Ganglion cerebrale nebst den Commissuren in einem Trichter, ähnlich dem Schalltrichter einer Trompete stecken (Nr. 16). Die weite Öffnung umschließt die Komplexaugen und das Medianauge, so daß dieses Gebilde einen Trichter darstellt als Futteral und feste Hülle der zarten Sehorgane. Große Hohlräume, von welchen zahlreiche Seitenröhren ausgehen, umgeben diese Säule. Zum Unterschiede von allen andern Hohlräumen und Gängen ist der Trichter außer einer dicken Membran noch von einer zarten Innenmembran ausgekleidet. Diese zeigt die Formnegative der strahligen Nervenbündel, welche zu den Ommatidien (Einzelaugen des Komplexauges) ziehen. An der dorsalen äußeren Wand des Trichters zieht ein Muskelpaar (Nr. 3) entlang. Es setzt sich anfangs als ein Band an der Wurzel der Oberlippe an, gabelt sich im weiteren Verlaufe und reicht bis an die Hüllmembran des hinteren Teiles der Komplexaugen (Tafelfig. 1, Nr. 13). Nach Entfernung der



Textfig. III. Sagittalschnitt mit dem Prisma gezeichnet: 26/1.
1. Fenster. 2. Lichtschacht. 3. Oberlippe-Augenmuskel. 4. Cerebralganglion. 5. Haufen kugeliger Zellen. 6. Medianauge. 7. Dorsaler Augenbecher. 8. Opticus. 9. Ganglion opticum. 10. Hauptaugennerven. 11. Dorsales Frontalorgan. 12. Hauptauge. 13. Cornea. 14. Augenkammer. 15. Hypodermis. 16. Membran des Trichters.

Trichterhülle kann man den ganzen Sehapparat, also auch das Cerebralganglion von der Cornea bequem ablösen.

Die Cornea ist äußerlich glatt und besitzt über den Ommatidien die größte Durchsichtigkeit. Entfernt man die Cornea, so tritt, von oben betrachtet, eine deutliche Felderung zu Tage; diese rührt von den unter der Cornea liegenden Weichteilen des Auges her. Auch wenn die Augen von der Cornea bedeckt sind, erkennt man an jedem Komplexauge 13 seitlich ausgebogene Ommatidienreihen, die von der Medianlinie lateral an Größe und Krümmung zunehmen (Textfig. I, Nr. 2 u. Tafelfig. 3). Der kleinste, der Medianlinie am nächsten liegende Ommatidienbogen zählt 4 Ommatidien, ihm folgt der 2. mit 7, der 3. mit 10, der 4. mit 14, der 5. mit 16, der 6. mit 19, der 7. mit 24, der 8. mit 27, der 9. mit 28, der 10. mit 30, der 11. mit 32, der 12. mit 31 und der 13. mit 35 Ommatidien. Die Gesamtzahl der Ommatidien eines Komplexauges beläuft sich sonach auf ungefähr 277; im ganzen würde *Apus productus* also 554 Ommatidien besitzen. Die Ommatidien der inneren kürzeren Reihe haben einen etwas geringeren Durchmesser als jene der äußeren längeren. Die äußersten Ommatidienreihen werden von dem einwärts gebogenen Augenrande etwas nach unten und innen gezogen (Tafelfig. 1, Nr. 1), so daß ihre Achse senkrecht zu jener der mittleren Reihe und fast entgegengesetzt zu jener der inneren Reihe gerichtet ist. Jedes Hauptauge überragt mit den drei äußersten Ommatidienreihen einen Teil des Medianauges.

Von der unteren konkaven Seite des Auges treten aus der reichlichen Masse schwarzbrauner Farbkörnchen ungefähr neun starke, breitgedrückte Nervenstränge heraus (Nr. 2), welche, in ihrem weiteren Verlaufe wie die Glieder eines Fächers konvergierend, zum Ganglion opticum ziehen. Entfernt man einen Teil der Farbkörnchenmasse, so sieht man, daß sich jeder der neun Hauptstränge aus ungefähr drei isolierbaren Einzelsträngen zusammensetzt. Während genannter Nervenfächer unter der lateralen Hälfte des Komplexauges liegt, überdacht der mediane Teil des Schirmes das Ganglion opticum (Nr. 3). Aus diesem Grunde münden die konvergierenden Nerven des Fächers an der lateralen Längsseite des Ganglion opticum.

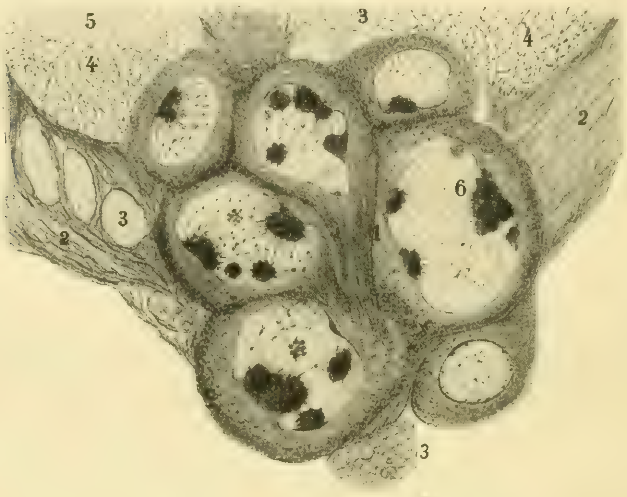
Das Ganglion opticum ist wie alle nervösen Elemente gelblichweiß gefärbt und stellt einen ovalen Körper mit flacher ventraler Vertiefung dar. Aus dem der Medianlinie zugekehrten dorsalen Teile eines jeden Ganglion opticum zieht ein kompakter Faserzug zur Körperoberfläche. Das sind die paarigen dorsalen Frontalorgane (Nr. 14). Aus dem ventralen Teile des Augenganglion zieht der Nervus opticus (Nr. 5) nach dem Gehirn (Nr. 11), welches flach ist und eine annähernd quadratische Figur darstellt. Es steigt von vorn unten nach hinten oben an. Verlängert man in der Richtung der Diagonale die vier Ecken des Ganglion, so stellen die beiden Augennerven die vorderen, die Längscommissuren (Nr. 12) dagegen die hinteren Verlängerungen dar.

Damit bin ich bei der Beschreibung des Medianauges angelangt (Tafelfig. 2). Es hat, seitwärts betrachtet, die Form einer Birne, die mit ihrem spitzen Teile dem Ganglion cerebrale (Nr. 15) dicht aufsitzt, im übrigen aber vom äußeren Frontalrande des Kopfes weit abgerückt ist. Die Länge dieses Auges beträgt 0,5 mm, die größte Breite 0,3 mm. Schon durch die Farbe unterscheiden sich seine Hauptbestandteile, die sich äußerlich als vier gesonderte gelblichweiß gefärbte Nervenpartien: die beiden lateralen (Nr. 4), ein ventraler Augenbecher (Nr. 13) und ein dorsaler (Nr. 11) kennzeichnen, während die nicht nervösen Teile dunkel- bis spangrün gefärbt sind (Nr. 5 und Fig. 1, Nr. 7). Eben genannte Augenpartie trägt oral und zwar genau in der Medianlinie zwei zopfförmige Fortsätze (Fig. 2, Nr. 6), die sich als Aufhängebänder an die Cornea heften. Jeder seitliche Augenbecher hat die Gestalt eines runden Blattes mit schwach gekerbtem Rande (Nr. 4). Aus dem Seitenbecher treten ungefähr drei Sehzellen heraus (Nr. 9), von denen zwei kurz und eine besonders lang ist; aus letzterer ziehen die Nerven (Nr. 10) in Form einer Nervenbrücke nach jener Stelle des Ganglion opticum (Nr. 3), wo der Opticus (Nr. 14) seinen Ursprung hat. Aus der Mitte jedes Seitenbechers entspringt wie ein Schopf (Nr. 7) aus acht Fasern ein Nervenbündel, das sich allmählich zu einem Nervenstrang auszieht (Nr. 8) und sich zum Cerebralganglion begibt (Nr. 15). Auch aus den beiden unpaaren Augenbechern gehen die Nervenstränge (Nr. 12) ins Cerebralganglion und zwar in dessen oberen Rand. Der unpaare dorsale Augenbecher (Nr. 11), der sich zwischen den Rändern der seitlichen Augenbecher ausdehnt und den schon erwähnten Aufhängebändern des Medianauges genau entgegengesetzt ist, ist löffelförmig, der ventrale von variabler Form und Größe.

Der Haufen kugliger Zellen (Nr. 17) ist vermutlich das ventrale Frontalorgan; es hat, mikroskopisch betrachtet, dieselben Zellformen wie die dorsalen Frontalorgane. Jede Zelle besitzt einen riesigen Großkern und viele Kleinkerne, von denen die größeren der Kernmembran aufsitzen. Sie wölben sich nach dem Kerninnern haufenartig wie der Cumulus oophorus im Säugetierei vor (Textfig. IV, Nr. 6). Die Zellen der dorsalen Frontalorgane stimmen mit jenen des ventralen Frontalorgans hauptsächlich darin überein, daß auch ihr Nucleolus an der

Kernmembran sitzt. Auch nahmen die Zellen aller drei Frontalorgane gleiche Färbung an. Die Keulenform der Zellen wird durch die Nervenfortsätze bedingt, die nach dem Cerebralganglion ziehen, während die Fortsätze der dorsalen Frontalorganzellen in das Ganglion opticum münden (Textfig. III, Nr. 11).

Auch Zograf hält die Aufhängebänder (Tafelfig. 2, Nr. 6), in welchen ich keine Spur von Zellen, sondern nur faseriges Bindegewebe (und zwar makro- wie mikroskopisch) fand, für Gewebselemente, wenn er vom Medianauge sagt: »Die bindegewebige Augendecke ist ziemlich stark, und man findet sie leicht an allen Schnitten. Sie verdickt sich stark an den hinteren Grenzen der lateralen Augenbecher, und man sieht an diesen Stellen sehr bequem ihren Übergang in das Tapetumgewebe, besonders bei jungen Tieren. Am vorderen und oberen Ende des Medianauges geht dieses Häutchen, sowie auch das Tapetumgewebe in einen bindegewebigen Strang über. Dieser, vom Pigment durchdrungene Strang ist nichts andres, als das die hier zusammentreffenden Frontalnerven bedeckende Bindegewebe; weiter nach oben verlängert er sich bis zur unteren Wand der durch das Umwachsen der Frontalorgane gebildeten peripherischen Höhle. In dieser Wandung endigen auch die rückgebildeten Frontalorgane«. Nun sagt Zograf weiter:



Textfig. IV. Haufen kugeliger Zellen: 360/1.
1. Ganglienzellen mit Kernen. 2. Nerven. 3. Nervenquerschnitt. 4. Bindegewebe mit grünen Farbkörnchen. 5. Tapetum. 6. Kleinkern.

»Leider ergaben meine Untersuchungen keine genügenden Resultate für die genauere Kenntnis des Baues der Frontalorgane bei erwachsenen *Apus.*«

Den Haufen kugeliger Zellen (Nr. 17) bezeichnet ZOGRAF als das Ganglion des Medianauges. Dieser Annahme widerspricht aber die Tatsache, daß die Nervenstränge des Medianauges nicht in diesen, sondern in das Cerebralganglion münden. Überdies hält ZOGRAF noch an der Dreiteiligkeit des Medianauges fest, während es auch NOWIKOFF als vierteiliges beschreibt.

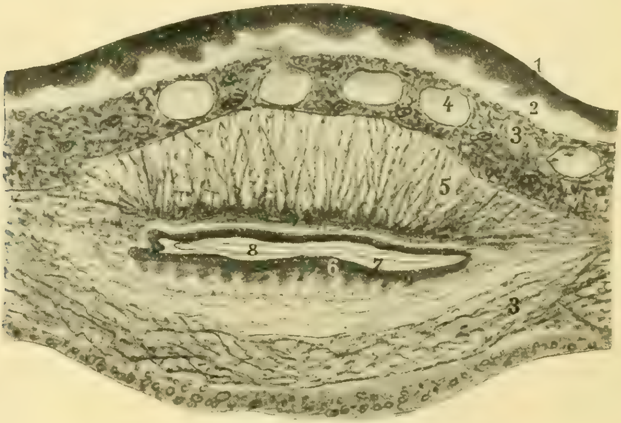
Was NOWIKOFF als ventrales Frontalorgan hält, ist eines der dorsalen Frontalorgane. Er hat den weiteren Verlauf der Nerven nicht feststellen können, wie seine Textfig. 8, S. 444 zeigt. Er sagt: »Es existiert hier nur ein einziges Frontalorgan, welches mitten zwischen beiden Komplexaugen liegt. Es wird von einem Nerven versorgt, der aus der Gehirnpartie entspringt, die das einfache Auge innerviert. Doch ist dieser Nerv völlig von denen des einfachen Auges abgesondert.«

Mit den folgenden Ausführungen NOWIKOFFS stimmen meine Untersuchungen überein. Er bemerkt ganz richtig, daß die Zellen eine Spindel darstellen und daß sie nach kurzem Verlaufe am Integument der inneren Augenkammerwand endigen. Dorsale Frontalorgane erwähnt NOWIKOFF nicht. Ich fand die paarigen dorsalen Frontalorgane nicht nur durch makroskopische Untersuchungen, sondern auch auf lückenlosen Serienschnitten; makroskopisch betrachtet, kann man sie sehr leicht für Hauptaugennerven halten (Tafelfig. 1, Nr. 14), da sie nicht nur aus dem Ganglion opticum entspringen, sondern sich auch an die Hauptaugennerven anlegen. Auch dadurch, daß sie den Augennerven in der Farbe gleichen, habe ich sie lange nicht auffinden können, obgleich mikroskopische Befunde mir ihre Anwesenheit verrieten. Wie Textfig. III, Nr. 11 zeigt, entspringen die paarigen dorsalen Frontalorgane aus dem Ganglion opticum und ziehen als spindelförmige Stränge an dem zu innerst gelegenen Hauptaugennerven entlang zur Hypodermis, und zwar endigen sie an jener Stelle, wo sich die Innenränder der Hauptaugen am meisten nähern. Mitunter stellen sie sich als ganze Nester von Sinneszellen dar, welche bis in die Hypodermis reichen.

Mikroskopische Anatomie.

Das Körperintegument zeigt in der Umgebung der Augen mehrere Schichten; wo es aber zur Cornea wird, nimmt es nicht nur an Dicke ab, sondern weist auch andre Veränderungen auf. Die Cuticula wird zweischichtig, die Hypodermis jedoch nur noch einschichtig, so daß hier im ganzen drei Schichten auftreten. Bei stärkerer Vergrößerung zeigt die

Cuticula nach innen gekehrte wellenförmige Vorwölbungen wie Schlieren der äußeren dunkleren und härteren Schicht (Textfig. V, Nr. 1, 2). Die innere Schicht ist durchsichtiger und weicher. Die Hypodermis (Nr. 3) wird an dieser Stelle auf $^1/_5$ ihrer Dicke verringert und dadurch durchsichtiger. Ihre zahlreichen Kerne sind oval und besitzen je ein Kernkörperchen. Sie enthält stellenweise riesige Zellen, deren trübgelber Inhalt unfärbbar ist. Es sind die corneagenen Zellen (Nr. 4), welche nicht allein über den Kristallkegeln (also in der Cornea), sondern auch in der übrigen Umgebung des Auges liegen. Für eine unfacettierte Cornea ist die unregelmäßige Anordnung der Corneagenzellen charakteristisch, da bei einem facettierten Auge die Corneagenzellen paarweise auftreten. Sie öffnen sich nach der Cuticula und geben ihren Inhalt zu deren Aufbau ab. In der cornealen Hypodermis sind diese Zellen flachgedrückt, in dem lockeren Hypodermisgewebe nehmen sie eine kubische Form an. Die Hypodermis ist Trägerin des Farbstoffes, der aus chromoxydgrünen Körnchen besteht, die im Verein mit der gelblichen Cuticula dem Integument die olivengrüne Farbe verleihen. Die Hypodermis bildet zwischen den Kristallkegeln dreiseitige prismatische Hinabstülpungen, deren Kanten ineinander übergehen, so daß die Hypodermis an dieser Stelle im Querschnitt (Textfig. VI *A*, Nr. 4) einer ausgestanzten Platte gleicht.

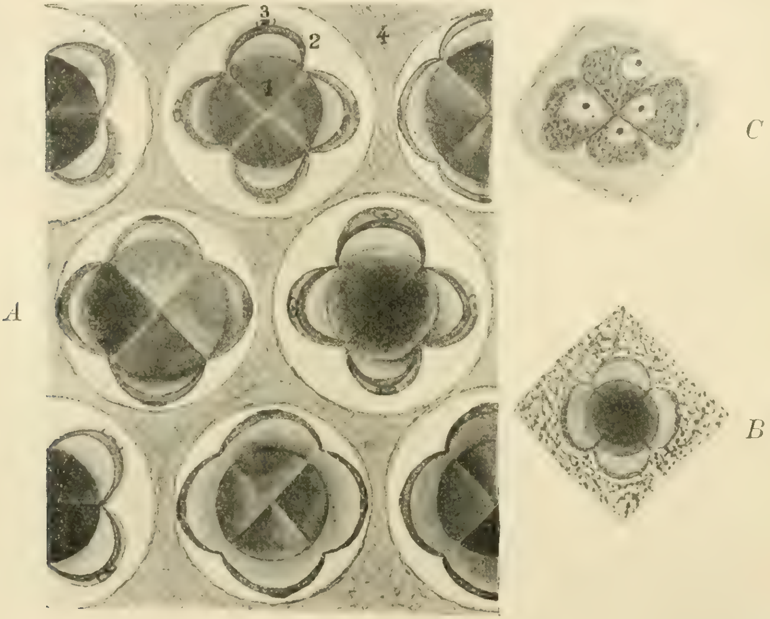


Textfig. V. Cornea mit Medianaugengang: 585/1.
1. Dunkle, 2. helle Cuticula. 3. Hypodermis. 4. Corneagenzellen. 5. Äußere hypodermale Wand des Ganges. 6. Dunkle, 7. helle Cuticula. 8. Querschnitt des Rohres.

Die birnenförmigen Kristallkegel werden bis zu ihrem spitzen Pole von einer Hülle umkleidet. Die Textfig. VIII *D* zeigt die unterste

Spitze der Kristallkegelhülle im Zentrum der sieben Retinulazellen. An dieser Stelle beginnen die senkrecht zur Achse gerichteten Anfänge der Nervenfibrillen, von denen ich noch später sprechen werde.

Die Hülle der Kristallkegel ist vierteilig und macht den Eindruck eines Blütendiagramms (Textfig. VI, Nr. 2). Sie umgibt wie vier geschlossene Kelch- oder Blütenblätter den Kristallkegel. Jeder dieser Teile entspricht einem der vier Stücke, die den Kegel zusammensetzen. Die optische Wirkung der Hülle kann beim Sehvorgange ihrer geringen Dicke wegen keine Rolle spielen, dagegen hat sie für die Entstehung der Kristallkegel eine große Bedeutung, indem sie und vier Kerne die Reste jener Zellen sind, aus welchen die Kristallkegel hervorgingen. Diese vier sogenannten Semperschen Kerne (Nr. 3) fand ich bei *Apus productus* in der distalen, etwas von der Mitte abgerückten Partie, ein wenig höher als da, wo der Kristallkegel den größten Umfang hat. Der Kristallkegel ist völlig durchsichtig und besteht aus einer stark lichtbrechenden Substanz. Er stellt den dioptrischen Apparat im Auge

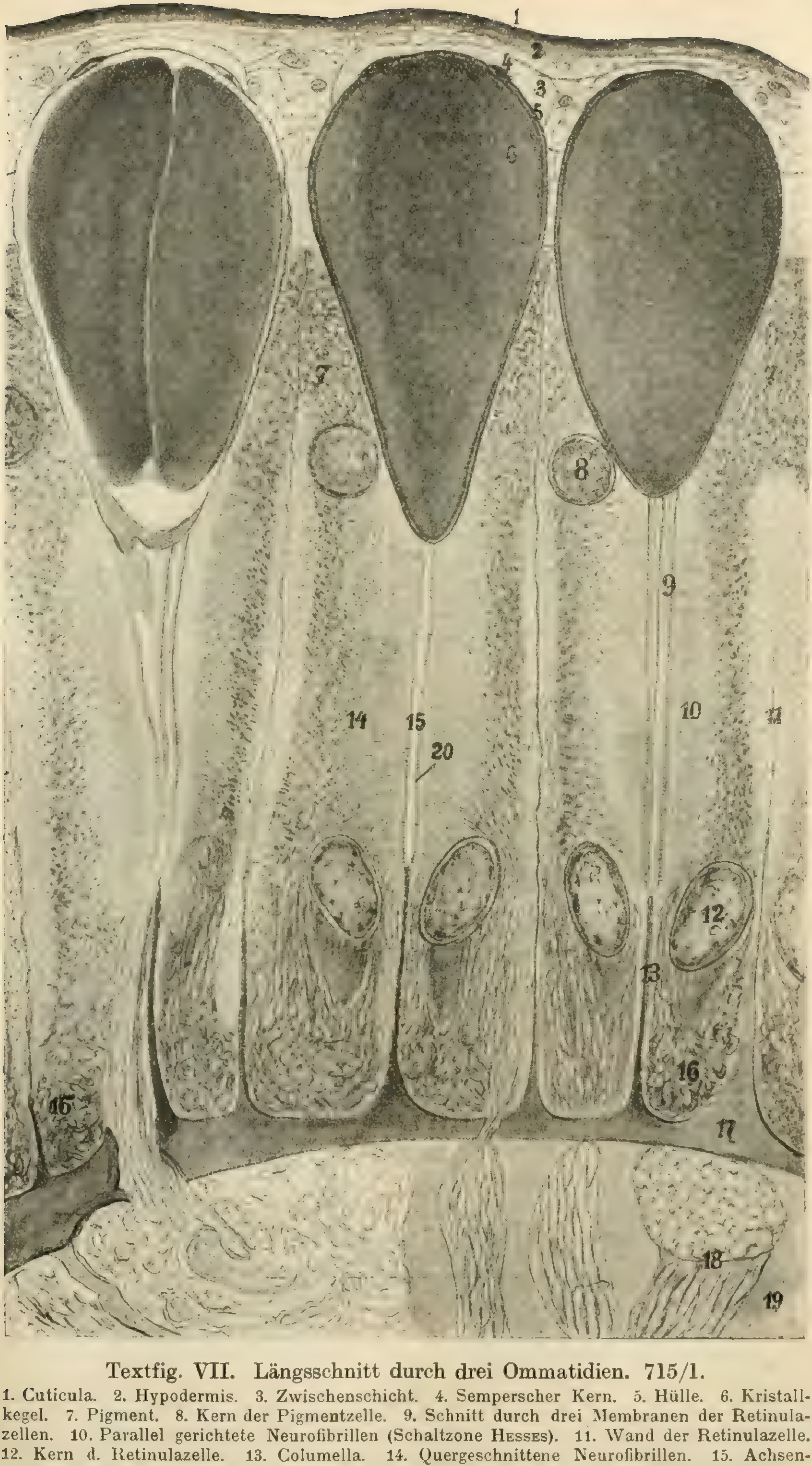


Textfig. VI. *A*, Querschnitt durch den oberen Teil des Kristallkegels: 952/1.
1. Vierteiliger Kristallkegel. 2. Hülle. 3. Semperscher Kern. 4. Hypodermis.
C, Querschnitt durch den unteren Teil der Kristallkegelhülle.
B, Querschnitt durch den Farbkörnchenteil des Kristallkegels.

dar. Da echte Kristallkegel vorkommen, gehören die Augen von *Apus productus* zu dem euconen Augentypus.

Der Kristallkegel sitzt, wie der Längsschnitt (Textfig. VII, Nr. 6) zeigt, im oberen Ende des Ommatidiums oder Einzelauges und gibt das aufgenommene Licht an dieses ab. Zur Bildung eines Ommatidiums treten bei *Apus productus* sieben langgestreckte prismatische Zellen, die sogenannten Seh- oder Retinulazellen zusammen, welche in ihrer Gesamtheit eine Retinula bilden. Kristallkegel und Retinula setzen das Ommatidium oder Omma zusammen. Die sieben gleichlangen, aber verschieden großen Retinulazellen ordnen sich um die Längsachse des Ommatidiums an (monaxonisch, HESSE), umgreifen distal den Kristallkegel bis zu seinem oberen Drittel und stehen proximal der Basalmembran auf (Nr. 17). Jede einzelne Sehzelle ist selten drei-, fast immer vier-, hin und wieder aber auch fünfseitig, wie die mit dem Prisma gezeichneten Querschnitte (Textfig. VIII) zeigen. Das Querschnittsbild einer Retinula ist eine siebenstrahlige Sternfigur. Die einzelnen Prismenzellen der Retinula grenzen mit ihren beiden größten Flächen aneinander und bilden in ihrer Gesamtheit eine Säule, an welcher man äußerlich meist 14 Seiten zählt.

In Textfig. VII sieht man drei Ommatidien im Längsschnitt, von denen das mittlere ein Kombinationsbild vorstellt, während die beiden benachbarten mit dem Prisma gezeichnet sind. Das mittlere Ommatidium zeigt den birnförmigen Kristallkegel mit der ihm eng anliegenden Hülle (Nr. 5), in welcher zwei SEMPERsche Kerne sichtbar sind (Nr. 4). Der an seinem zugespitzten Ende liegende runde Kern (Nr. 8) gehört zu der Pigmentzelle, die ich noch besprechen werde. An den spitzen Pol des Kegels setzt sich eine schmale lichte Zone an (die Schaltzone HESSES) Nr. 10. Sie stellt den Verlauf der Neurofibrillen dar, auf die ich gleich zurückkomme. Die in der Schaltzone achsial verlaufenden Konturen sind die im Schnitt getroffenen Membranen der Retinulazellen (Nr. 9). Man überzeugt sich, daß diese Zellen längs der Achse einen Hohlraum frei lassen, den ich Achsencylinder (Nr. 15) nenne. Er hat ungefähr dieselbe Längenausdehnung wie der Kristallkegel, besitzt dasselbe Lichtbrechungsvermögen und färbt sich genau so wie die Masse des Kristallkegels. Werden die Ommatidien nicht genau in der Richtung der Achse getroffen, dann sieht man mehrere Membranen der Retinulazellen im Schnitt (Nr. 9). Dem proximalen Ende des Achsencylinders kommt ein Ausläufer der Basalmembran entgegen (Nr. 13), welcher als unterster Teil der Ommatidiumachse eine Stützsäule für das Einzelauge abgibt, ähnlich wie die Columella der *Anthozoa*. Da,



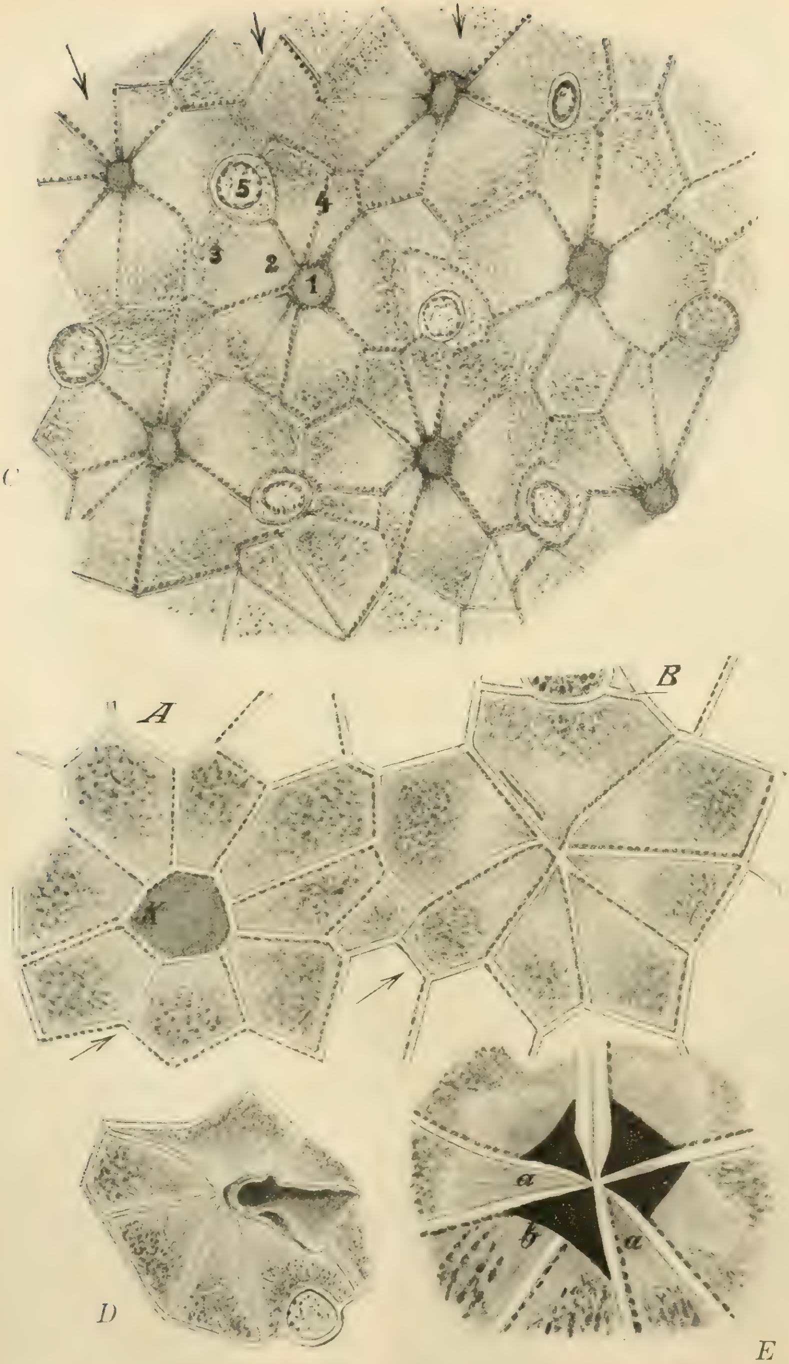
Textfig. VII. Längsschnitt durch drei Ommatidien. 715/1.

1. Cuticula. 2. Hypodermis. 3. Zwischenschicht. 4. Semperscher Kern. 5. Hülle. 6. Kristallkegel. 7. Pigment. 8. Kern der Pigmentzelle. 9. Schnitt durch drei Membranen der Retinulazellen. 10. Parallel gerichtete Neurofibrillen (Schaltzone Hesses). 11. Wand der Retinulazelle. 12. Kern d. Retinulazelle. 13. Columella. 14. Quergeschnittene Neurofibrillen. 15. Achsenzylinder. 16. Nervenknäuel. 17. Basalmembran. 18. Nervenstrang. 19. Leibesflüssigkeit. 20. Verklebte Stiftchen bzw. Knöpfchen (Rhabdomer).

wo der lichtbrechende Achsencylinder der Columella aufsitzt, liegen die ansehnlichen ovalen Kerne (Nr. 12), von denen jede Retinulazelle einen besitzt. An den Mantel des Achsencylinders, der das vom Kristallkegel empfangene Licht bis an die Spitze der Columella leitet, stoßen die verklebten und darum einzeln nicht sichtbaren Stiftchen (Knöpfchen) an, Nr. 20, aus denen die unzähligen senkrecht von der Achse abstehenden und parallel zueinander liegenden Neurofibrillen heraustreten, die nach den entlegeneren Partien der Retinulazelle umbiegen und im wirren Durcheinander die Zelle der Länge nach durchlaufen. An dem Kerne angelangt, bilden sie schon dickere Stränge, färben sich mit Thionin nicht mehr blau, sondern violett, nehmen nun wieder gleiche Richtung an und zwar senkrecht zur Basalmembran, da sie sich durch den engen Raum zwischen Kern und Wandung der Retinulazelle hindurch pressen. Als einziger kompakter Faserbüschel treten sie durch eine Bodenöffnung der Retinulazelle, bzw. der Basalmembran hindurch. Die Nerven werden durch ein Loch hindurchgelassen; dort stauen sie sich und knäueln sich in der Umgebung der Öffnung zusammen.

Die Granulationen, welche den übrigen Teil der Sehzellen ausfüllen, sind außer den meist gröberen Farbkörnchen die Querschnitte der wirr durcheinander verlaufenden Neurofibrillen (Nr. 14). Nachdem sie, wie schon gesagt, zum ersten Male gegen die Achse in senkrechter Richtung standen, nehmen sie erst dann wieder gleiche Richtung parallel zur Achse an, wenn sie sich durch den engen Raum zwischen Kern und Membran der Retinulazelle hindurch zwängen und später durch die Öffnung der Basalmembran nach dem Ganglion opticum ziehen. Denkt man sich einen Strang von locker nebeneinander liegenden Hanffasern an beiden Enden mit den Händen gefaßt, die Mittelpartie dagegen loser und bauchig aufgetrieben, so daß hier die Fasern in allen Richtungen verlaufen, dann wird ein Schnitt, der den Strang der Länge nach trifft, an den von der Hand gefaßten Enden einen parallelen Faserverlauf aufweisen, während die Mittelpartien nur Punkte zeigen als Querschnitte der Fasern.

Die in verschiedenen Höhen durch die Retinula gelegten Querschnitte (Textfig. VIII) zeigen, wenn der Schnitt mehr distal geführt ist, den von den sieben Sehzellen eingefaßten Kristallkegel, Fig. *A*, *K*, während die mehr proximal gelegten Schnitte den Achsencylinder mit den um diesen sich gruppierenden Neurofibrillen als strahligen Besatz einer jeden Retinulazelle zeigen (*B*). In dieser Deutlichkeit sieht man es vor allem an den mit Thionin gefärbten Präparaten; die mit andern



Textfig. VIII. *C*. Querschnitte durch den oberen Teil der Retinulae: 1333/1.

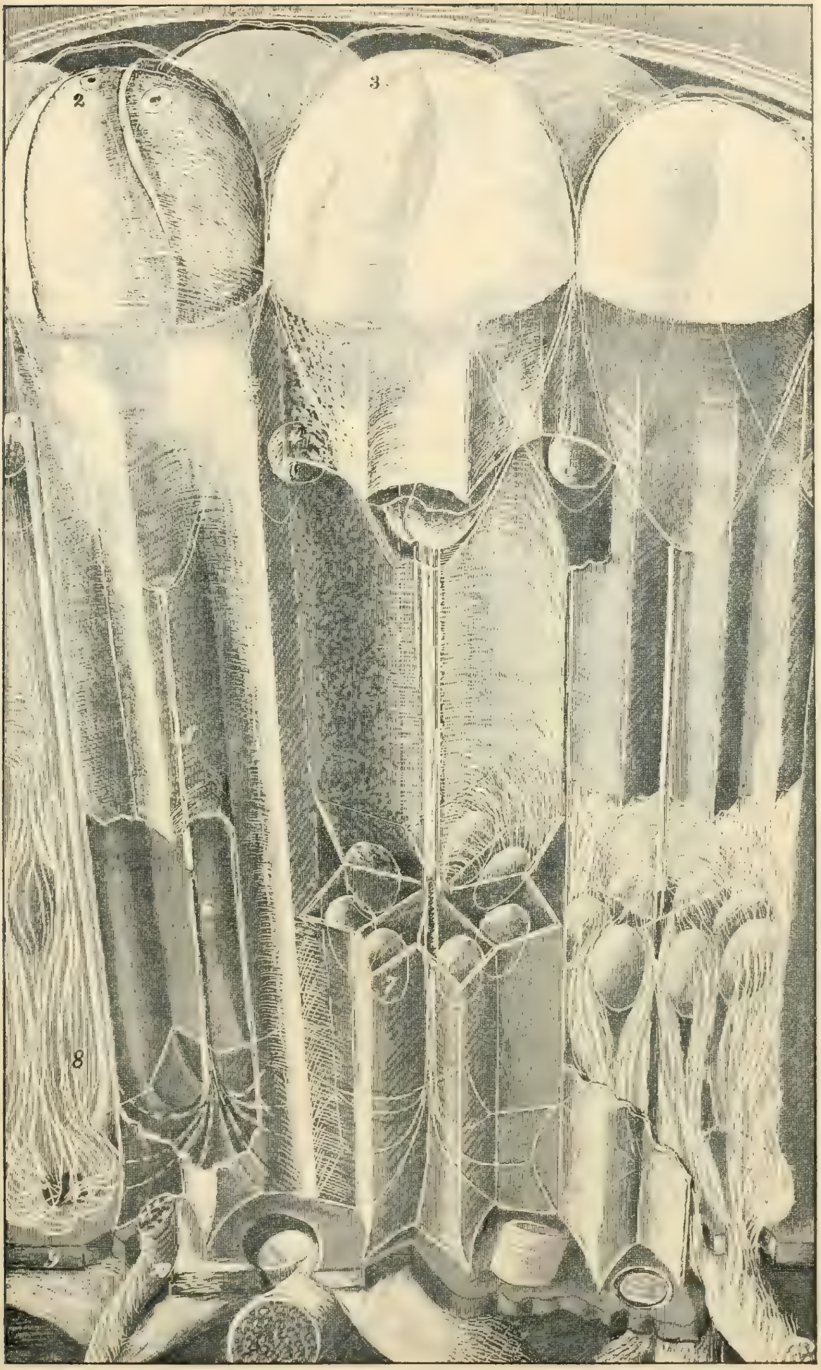
1. Kristallkegelspitze. 2. Neurofibrillen. 3. Pigment. 4. Wand der Retinulazelle mit Farbstoffbelag 5. Kern der Farbstoffzelle. *A*, *B*, Querschnitte durch den oberen und unteren Teil der Retinula *K* = Kristallkegel. *D*, Retinula mit Kristallkegelhülle. *E*, Retinula mit überfärbten Rhabdomeren: *a*, Retinulazelle ohne Rhabdomer. *b*, Verschmolzenes Rhabdomer.

Farbflüssigkeiten behandelten Schnitte zeigen eine mehr oder minder starke Überfärbung der Knöpfchen, die dadurch erst recht eine kompakte Masse vortäuschen. Ich stelle vergleichshalber einen nach HEIDENHAIN gefärbten Querschnitt (Fig. *E*) neben einen solchen mit Thionin behandelten (Fig. *B*).

Aus der Verklebung der Knöpfchen einer Retinulazelle entsteht das Rhabdomer (HESSE). Die Fig. *E* zeigt vier Rhabdomeren. Das Rhabdomer durchzieht alsdann jede Retinulazelle in ihrer achsialen Ecke der Länge nach als ein dreiseitiger Prismenstab. Die Rhabdomeren werden durch die Membranen der Retinulazellen voneinander getrennt. Die Membranen stoßen im Centrum eines Ommatidiums zusammen und bilden daher im Längsschnitt stets eine lichte Zone, den schon erwähnten Achsencylinder. Zwei benachbarte Rhabdomeren können auch zu einem einzigen Rhabdomer verschmelzen (Fig. *E*, *b*). Kommt es nicht zur Bildung von Rhabdomeren, oder durchzieht das Rhabdomer die Retinulazelle nicht der ganzen Länge nach, so sieht man auf derartigen Querschnitten nur noch Neurofibrillen, Fig. *B* und Fig. *E a*.

Pigmentverteilung.

Auf nicht entfärbten Schnitten durch das Auge von *Apus productus* verhüllt das Pigment alle Teile des Auges bis an den Beginn des oberen Drittels der Kristallkegel (Textfig. VII, Nr. 7). An dieser Stelle fehlen Farbkörnchen, was bei Crustaceen immer der Fall ist. In der Nähe des spitzen Poles der Kristallkegel treten die schon erwähnten runden Kerne auf (Nr. 8), welche die Bildner des Farbstoffes sind. Die Sehzellen sind ganz von Farbstoff erfüllt, und nur ihr achsialer Abschnitt bleibt frei von diesem, sowie eine schmale Zone entlang der Ommatidiengrenzen bis etwa in der Höhe der Kerne jener Farbzellen. Daher sieht man im Längsschnitt durch die Ommatidien links und rechts der Trennungsmembran (Nr. 11) eine helle Zone. Der Querschnitt (Textfig. VIII) zeigt die vom Lichte beeinflußte Farbstoffverteilung in den Sehzellen. Die Farbkörnchen verschieben sich je nach Helligkeit und Dunkelheit. Um zu verhindern, daß das Licht seitwärts durch die Membran der Ommatidien eindringt, stellen sich die Farbkörnchen dem einfallenden Lichtstrahle entgegen und verdecken die dahinter liegenden Teile des Sehorgans. Daher sieht man auf den mit dem Prisma gezeichneten Querschnitten (Fig. *A*, *B*, *C*), wie sich die Farbkörnchenmasse an jene Membranen anlegt, die dem Lichte zugekehrt sind. Die Pfeile zeigen die Richtung des seitlich einfallenden Lichtes an.



Textfig. IX. Ausschnitt aus dem Komplexauge: 750/1.

1. Cuticula. 2. Kristallkegelhülle mit Semperschen Kernen. 3. Kristallkegel. 4. Kern der Farbstoffzelle. 5. Achsenzylinder. 6. Columella. 7. Kern der Retinulazelle. 8. Nervenfasern. 9. Basalmembran. 10. Nerv im Schnitt.

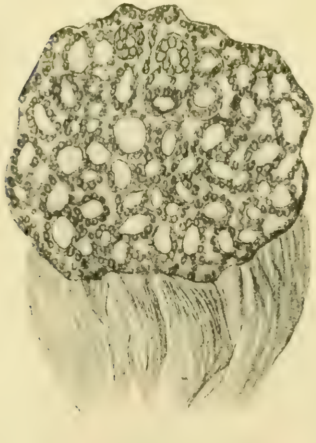
Bekanntlich gruppieren sich die Farbkörner in der Helligkeit um den Achsencylinder des Ommatidiums, während sie in der Dunkelheit teils nach dem Kristallkegel, teils unter die Basalmembran rücken. Dort zeigen die Ommatidiennerven bis auf $^1/_3$ ihrer Länge Spuren von Farbstoff.

Basalmembran.

Wie schon gesagt, steht das Ommatidium proximal auf der Basalmembran (Textfig. IX, Nr. 9). Diese bildet eine uhrschalenförmig gebogene Siebplatte, die ihre konvexe Seite nach außen kehrt. Sie bildet die Grundlage für die Stützelemente des Auges und geht peripher in die Hypodermis über. Außer den Wänden der Retinulazellen erheben sich aus der Oberfläche der Basalmembran soviel zapfenartige Säulchen, als Ommatidien vorhanden sind. Sie bilden den Basalteil der Ommatidienachse (Nr. 6). Die zahlreichen Löcher der Basalmembran dienen zum Durchtritt der Sehnerven. Ihrer Masse nach besteht diese aus einer zusammenhängenden soliden Substanz, die sich mit Thionin hellblau färbt.

Hauptaugennerven.

Nachdem die Ommatidiennerven durch die Basalmembran getreten sind, verlaufen sie, zu durchschnittlich 13 gewundenen Strängen vereint, konvergierend zum Ganglion opticum. In dessen Nähe angekommen, drängen sie sich mehr aneinander, während sie bei ihrem Beginne weiter auseinander stehen. Hin und wieder berühren sich zwei Stränge, um bald wieder den Weg gesondert fortzusetzen. Auf Querschnitten haben sie die Form eines Netzwerkes (Textfig. X) mit ungefähr 70 Maschen, welche von den quergeschnittenen Nervensträngen gebildet werden. Jeder der 13 Hauptstränge wird von einer Membran umhüllt. Mitunter biegt ein Hauptstrang im rechten Winkel um, so daß man in einem und demselben Bilde den Nerven im Längs- und Querschnitt zugleich sieht, wie Textfig. X zeigt. Die Räume zwischen den Hauptnerven

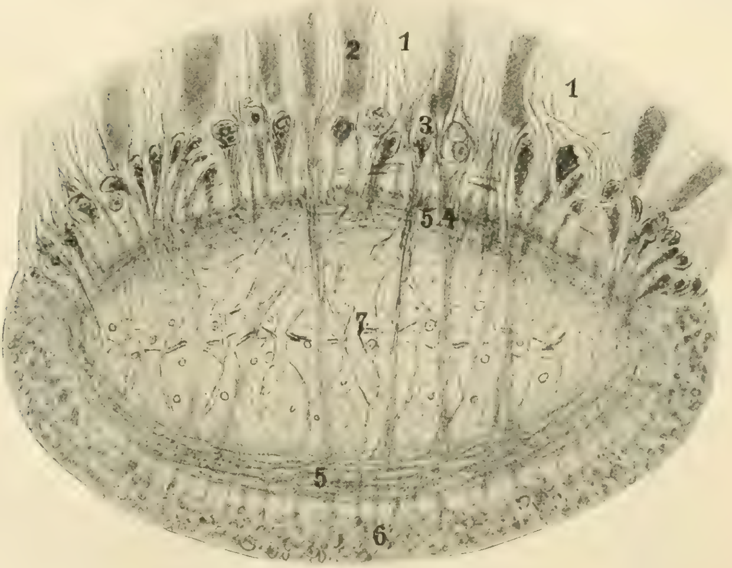


Textfig. X. Hauptaugennerv, umbiegend im Längs- und Querschnitt. 1040/1.
(Mit Prisma gezeichnet.)

werden von der Körperflüssigkeit ausgefüllt, die sich, unter dem Mikroskop betrachtet, als eine fein granulierte Masse ausweist (Textfig. VII, Nr. 19).

Ganglion opticum.

Das Ganglion opticum (Textfig. XI) hat auf Horizontalschnitten des Kopfes die Form eines Ovals, in dessen eine Längsseite die 13 Hauptaugennerven (Nr. 1) eintreten; die gegenüberliegende Seite ist der Medianebene zugekehrt. Der ganze Umfang des Ganglion wird von Ganglienzellen gebildet und zwar in einer solchen Mächtigkeit, daß die Schicht den vierten Teil des gesamten Querdurchmessers des Ganglion einnimmt. Die Ganglienzellen sind sowohl in der Größe als in der Anordnung verschieden. An der Seite, wo die Nerven des Hauptauges eintreten, liegen die größeren Zellen und zwar in einfacher bis doppelter Lage (Nr. 3), an der entgegengesetzten die kleineren in vierfacher Lage (Nr. 6). Beim Eintritt in das Ganglion opticum durchsetzen die Hauptaugennerven die Großganglienschicht, indem sich einige zwischen die Ganglienzellen vorbei drängen, andre auf die Ganglien treffen, sich zu



Textfig. XI. Ganglion opticum: 292/1.

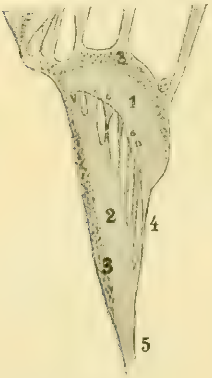
1. Hauptaugennerven. 2. Leibesflüssigkeit. 3. Großganglienschicht. 4. Nervenstränge. 5. Zirkuläre Faserschicht. 6. Kleinganglienschicht. 7. Wabenwerk.

drei bis vier Strängen aufspleißen, die Zellen umgreifen und dann quer durch den Innenraum bis an die innere Grenze der Kleinganglienschicht ziehen. Hier angelangt, zerteilen sie sich zu feinen Nervenfasern, biegen um und beginnen den Rücklauf durch den Innenraum, um in die Großganglienzellen einzutreten. Nach ihrem Austritt aus denselben treten sie wieder in die cirkuläre Faserschicht (Nr. 5) ein und vereinigen sich zum Opticus, der aus einem der beiden spitzen Pole des Ganglion opticum seinen Ursprung nimmt.

Die Nerven, welche quer durch den Innenraum des Ganglion ziehen, bilden Brücken, unter denen man Hohlräume erblickt, so daß die Struktur der innersten Masse des Ganglion (der Punktsubstanz Leydigs) einem Flechtwerke gleicht (Nr. 7).

Der Weg, den die Nerven im Ganglion opticum einschlagen, ist so schwierig festzustellen, daß man nur hin und wieder in Präparaten Bruchstücke des Verlaufes zu sehen bekommt. Meine Ausführungen können daher nur annähernd das Richtige treffen.

Im Gegensatz zu dem zweiteiligen Ganglion opticum bei *Branchipus*, welches Claus und Parker beschrieben haben, stellt dieses bei *Apus productus* eine zusammenhängende Masse dar. Vergleichshalber gebe ich Parkers Darstellung des Ganglion opticum von *Branchipus* wieder (Textfig. XII). Das distale Ganglion (1) hat Ähnlichkeit mit der distalen Ganglienhälfte bei *Apus*, indem auch hier die Zellen peripherisch auftreten und zu innerst die »Punktsubstanz« liegt. Die proximale Ganglionhälfte (2) bei *Branchipus* zeigt die umgekehrte Anordnung von Zellen und Punktsubstanz. Dieser Teil entspricht der median liegenden Ganglionhälfte bei *Apus*. Denkt man sich beide Ganglionhälften (1 und 2) bei *Branchipus* zusammengerückt, so daß die die beiden Teile verbindenden Nervenfibrillen (Nr. 4) nach innen zu liegen kommen, so haben wir im wesentlichen denselben Bau wie den bei *Apus productus*.



Textfig. XII. Ganglion opticum v. Branchipus:
1. Distale Ganglienmasse. 2. Proximale Ganglienmasse. 3. Ganglienzellen. 4. Nervenfibrillen. 5. Opticus.

Medianauge.

Bevor ich zur mikroskopischen Anatomie des Medianauges übergehe, will ich einen geschichtlichen Rückblick geben über die Untersuchungen, welche man an diesem Organe bereits vorgenommen hat. Wo ein solches deutlich zu Tage tritt, bezeichnete man es früher als x-förmigen, dem Gehirn aufsitzenden Pigmentfleck. Noch FR. LEYDIG war in seiner Arbeit über *Argulus foliaceus* (1850) der Ansicht, daß das »sogenannte einfache Auge lediglich ein Pigmentfleck zum Schmuck des kleeblattförmigen Gehirnlappens« sei. Erst in seinen späteren Untersuchungen, die er an *Daphnia pulex*, *longispina* und *Lynceus lamellatus* vornahm, war er infolge von kristallkörperähnlichen Befunden, sowie durch das Auftreten lichtbrechender Körper der Meinung, daß diese Organe »Nebenaugen« sein müßten.

Von den folgenden Autoren hat vor allem CLAUS unsre Kenntnis dieses Sinnesorgans wesentlich erweitert. Er nahm an dem unpaaren Auge von *Diaptomus* die Untersuchungen LEYDIGS wieder auf und fand, daß zwei Muskeln vorhanden sind, die sich am Pigmentkörper ansetzen und das Auge bewegen; auch nahm er an, daß in den lichtbrechenden Einlagerungen »die mit Nervenfasern in Verbindung stehenden perzipierenden Elemente vertreten seien«. CLAUS wies an dem von LEYDIG bei *Branchipus* und andern als »dreilappigen Hirnabschnitt« bezeichneten Auge nach, daß es aus drei nervösen Teilen besteht: einem ventralen vorderen und zwei mehr dorsalen seitlichen Abschnitten. Es gelang ihm auch bei einer Reihe von Entomostraken, deren Augen bisher für zweiteilig gehalten worden waren, die Dreiteiligkeit nachzuweisen, so daß seit CLAUS die Dreiteiligkeit als ein konstanter Charakter des Medianauges galt. Auch hat er den Eintritt der drei Nerven von der Außenseite in die Augenabschnitte beobachtet; aber er kam zu keiner richtigen Deutung der im Pigment eingelagerten Zellen.

Dieses Verdienst gebührt GRENACHER, welcher am Stirnauge von *Calanella mediterranea* die Natur der Sehzellen erkannte. Wiederum war es CLAUS, der auf Grund dieser Deutung weiter baute und das Vorhandensein »cuticularer Stäbchen in dem zum Pigment zugewendeten Ende der Retinulazellen, sowie die Existenz eines Tapetums an der ausgehöhlten Seite des Pigmentbechers« und somit die Natur des Medianauges als »inverses Becherauge« nachwies.

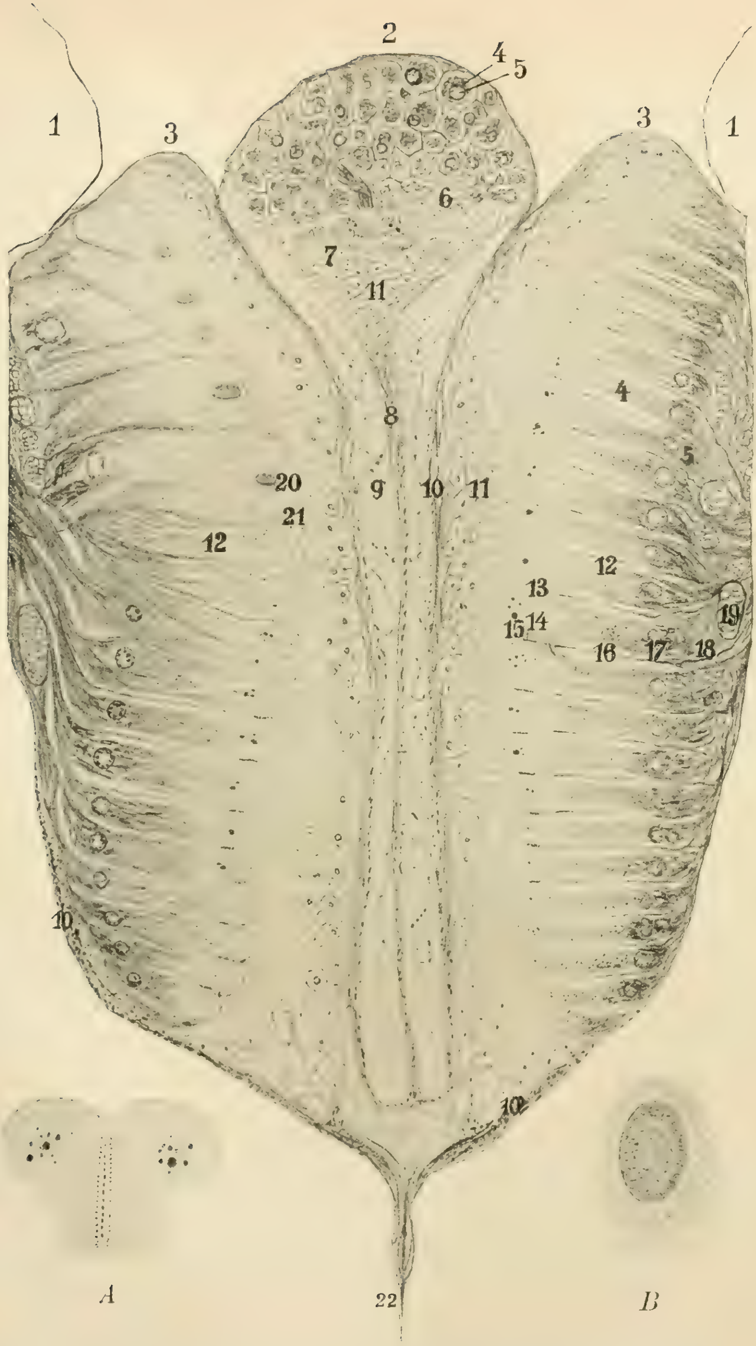
Die Vierteiligkeit des Medianauges erkennt zum ersten Male NOWIKOFF, indem er zwei laterale, einen dorsalen und einen ventralen Augenbecher unterscheidet, von denen letzterer am nächsten mit dem Gehirn verbunden ist. Ich habe bereits oben diesen Befund bestätigt.

ZOGRAF findet in den Sehzellen des Medianauges von *Apus productus* Fäserchen, welche »aus linienförmig gesammelten, feinsten Körnchen bestehen«. NOWIKOFF hat außer »plasmatischen Längslinien noch Querverbindungen« gesehen. Während ZOGRAF in den Sehzellen cuticulare Stäbchen findet, ähnlich wie CLAUS solche im Medianauge von *Apus cancriformis* entdeckt hat, schließt NOWIKOFF ein Vorhandensein derartiger Gebilde aus und bezweifelt überhaupt die Lichtperzeptionsfähigkeit dieser Sehzellen.

Ich bin, was die lichtempfindlichen Elemente im Medianauge anlangt — und darauf kam es mir besonders an — zu einem ganz neuen Ergebnisse gekommen.

Die vorausgegangenen makroskopischen Untersuchungen unterrichten über die Lage und allgemeine Gestaltung des Medianauges. Auf horizontalen Schnittserien gibt sich in der vorderen medianen Kopfpartie bald eine Vorwölbung der Cuticula zu erkennen (Textfig. V), deren äußere Schicht einen wellenartigen Verlauf hat. Das ist der im Schnitt getroffene Querwulst, welchen ich bei der makroskopischen Anatomie bereits erwähnt habe. Auf dem nächsten Schnitte zeigt sich in der zweiten Schicht der Cuticula der flachgedrückte Querschnitt eines Rohres (Nr. 8) mit stark lichtbrechender innerer Auskleidung. Verfolgt man den Verlauf des Rohres auf den folgenden Schnitten, so gewahrt man, daß das Rohr, dessen Wandung aus der zweiten Cuticulaschicht stammt, nunmehr in die Hypodermis zu liegen kommt. Hier stellen sich einige Zellen der Hypodermis senkrecht zur Wandung des Rohres, welches hernach immer tiefer in die Hypodermis (Nr. 5) einsinkt. Die weiteren Schnitte zeigen, daß sich um das Rohr eine scharf abgeschlossene Hypodermisschicht gebildet hat, deren Zellen wie vorher senkrecht zur Wandung stehen. Nun erweitert es sich, bis man durch seine Öffnung das Medianauge sieht. Dieses Rohr steht also senkrecht über dem Medianauge und beginnt in seinem dorsalen Teile an der Oberseite des Kopfes, wo die Cuticula sich linsenartig über das äußere Ende vorwölbt.

Wie bereits erwähnt, ist das Medianauge von *Apus productus* vierteilig. Auf dem Horizontalschnitte (Textfig. XIII) sieht man, daß es aus zwei großen seitlichen Augenbechern (Nr. 3) und einem kleineren Becher (Nr. 2), dem dorsalen, besteht. Die Seitenbecher sind durch eine dünne Membran (Nr. 8), welche genau in der Medianebene liegt, voneinander getrennt. Der Membran sitzt beiderseits mit seiner Konvexseite je ein dunkelgrün gefärbter, uhrschalenförmiger Körper auf (Nr. 10), ungefähr wie zwei Teller, die mit der Bodenfläche aneinander liegen. Man nennt sie Pigmentbecher. Mit einem Teile ihres Randes liegen die beiden genannten Augenbecher einem dritten über ihnen liegenden Becher an: dem dorsalen Augenabschnitt. Als Auskleidung der konkaven Fläche enthält jede Pigmentschale eine Schicht von langstreifiger



Textfig. XIII. Horizontalschnitt durch das Medianauge: 283/1.

1. Umriß des Ganglion optic. 2. Dorsaler Augenbecher. 3. Seitliche Augenbecher. 4. Nervenfibrillen. 5. Kern des äußeren Sehzellenendes. 6. Mittlerer, 7. Innerer Teil der Sehzellen mit Nervenbrücken. 8. Trennungswand der Augenbecher. 9. 10. Pigmentbecher mit grünen Farbkörnchen. 11. Tapetum. 12. Sehzellen des seitlichen Augenbechers. 13. Schaltzone. 14. Neurofibrillen im Querschnitt. 15. Chondren. 16. Sehzellwand. 17. Kern. 18. 19. Nerven. 20. Rhabdomer. 21. Zapfen des Tapetums. 22. Aufhängeband.

A, Inneres Ende zweier Sehzellen mit Chondren und Schaltzone.

B, Rhabdomer mit Neurofibrillen im Querschnitt.

Struktur mit bindegewebiger Grundlage (Nr. 11). Nach Claus hat sie die Bedeutung eines das Licht reflektierenden Tapetums. Den übrigen Teil der Höhlung eines Augenbechers füllen die Sehzellen (Nr. 12) aus, welche sich in zehn bis zwölf aufeinander liegende Schichtreihen anordnen. In einem seitlichen Augenbecher zählte ich 224 Sehzellen. Bei dem dorsalen Augenbecher konnte ich ungefähr 70 und im ventralen etwa 30 Sehzellen zählen, so daß also das Medianauge im ganzen gegen 548 Sehzellen enthält[1]. Diese sind ungleich lang, was daher rührt, daß jeder Augenlappen an seinen Rändern dünner wird. Die Sehzellen sind meist sechsseitige Prismen, deren nach dem Innern des Medianauges zugekehrtes Ende mit einer sehr dünnen Kugelkappe gedeckelt ist, während das entgegengesetzte Ende offen bleibt zum Durchtritt der Nervenfibrillen. Unweit des Nervendurchtritts, also an dem distalen Zellende liegt in jeder Sehzelle ein Kern (Nr. 17). Zwischen die abgerundeten proximalen Abschnitte der Sehzellen schieben sich ein kurzes Stück weit dünne Lagen des Tapetums ein (Nr. 21). Der ganze Hohlraum der prismatischen Sehzelle wird der Länge nach von Nervenfibrillen (Nr. 4) durchzogen, die um die Kerne herum grobfaserig erscheinen, während sie im weiteren Verlaufe durch die Zelle immer feiner werden. Die feinsten Fasern liegen unter dem Deckel der Zelle. Vergeblich sucht man hier nach »Stäbchen«, wie Claus solche bei *Apus cancriformis* beschrieben hat und neuerdings Zograf bei *Apus productus*. Es zerspleißt sich vielmehr der Hauptnervenzug jeder Prismenzelle in so viele Büschel, als diese Seiten besitzt (Nr. 7).

In dem oberen Teile der Medianaugenzelle, also unterhalb des Zelldeckels wendet sich der Nervenbüschel seitlich zu der Zellmembran (Nr. 13) und bildet eine Schaltzone, welche in einen linsenförmigen, etwas langgestreckten Körper, dem Rhabdomer (verklebten Stiftchensaum Hesses), übergeht (Nr. 20 und Fig. *A* u. *B*).

Während sich in den Ommatidien des Hauptauges die Neurofibrillen der Ommatidienachse zuwenden, stellen sich also in der Medianaugenzelle die Neurofibrillen senkrecht zur Zellmembran, also zentrifugal. Trifft der Schnitt in die Ebene einer Medianaugenzellwand, dann durchschneidet er das Rhabdomer der Länge nach in der Hauptebene, man erhält eine Ellipse (Fig. *B*). Die Punkte im Rhabdomer sind die Neurofibrillen im Querschnitt. Ein Schnitt, welcher Fig. *B* oder auch die Zellwand senkrecht trifft, stellt Fig. *A* dar. Oft kann man das Rhabdomer nicht mehr erkennen, und dann scheinen die Neurofibrillen ohne Unterbrechung aus einer Sehzelle in die benachbarte hinüberzutreten (Nr. 13 und darüber).

---

[1] Da zur Bildung der Retinula eines Ommatidiums 7 Retinula- oder Sehzellen zusammentreten, die Hauptaugen aber zusammen 544 Ommatidien haben, beträgt die Summe der Sehzellen 7 . 544 = 3808. Rechnet man dazu die 548 Sehzellen des Medianauges, dann beläuft sich die Gesamtzahl der Sehzellen eines Tieres auf ungefähr 4356.

In der Nähe der Aufspleißungsstelle der Nervenfibrillen, also im proximalen Teile der Sehzellen liegen Chondren (Nr. 15 und Fig. *A*), welche sich mit Thionin blau, nach der Heidenhainschen Färbungsmethode schwarz färben. Jede im Längsschnitt getroffene Sehzelle enthält ein großes Körnchen, nicht selten aber außerdem viele kleinere, oft bis 50. Unterhalb der Umbiegungsstelle der Nervenfibrillen (Nr. 13) weichen die Nerven von der Trennungsmembran ein wenig zurück (Nr. 16) und lassen die Wandung der Prismenzelle bis zum Kern hin frei, wo sie nun wieder gezwungen werden, sich zwischen diese und den Zellwänden hindurchzupressen.

Wie ich bereits bei der makroskopischen Anatomie erwähnte, zweigt sich von der Außenfläche der seitlichen Augenbecher ein Nervenstrang ab (Tafelfig. 2, Nr. 9), welcher die Verbindung mit dem Opticus herstellt. Dieser Seitenzweig beginnt mit zwei Sehzellen und mündet da, wo der Opticus heraustritt (Nr. 10).

Ganglion cerebrale.

Das Ganglion cerebrale weist im Schnitte auch die Zellbrücken wie das Ganglion opticum auf. Die Ganglienzellen, welche etwas größer als jene großen Ganglienzellen im Ganglion opticum sind, lagern hier als eine einfache Schicht dem Cerebralganglion auf. Sie entsenden dicke Nervenstränge schräg vorwärts und ventral nach den centraleren Partien. Die Hauptmasse des Gehirnganglions besteht aus zahlreichen in den verschiedensten Richtungen verlaufenden Nervenfasern.

Zusammenfassung.

1) Bei den Augen von *Apus productus* ist die Cornea unfacettiert.

2) Da echte Kristallkegel vorhanden sind, gehören die Augen von *Apus productus* zu dem euconen Augentypus.

3) Die Kristallkegelhülle enthält die Semperschen Kerne.

4) Die Retinula wird fast durchweg von sieben Sehzellen gebildet.

5) Jede Sehzelle besitzt einen Kern.

6) Die Kerne der Sehzellen liegen in deren proximalen Abschnitten und zwar alle ungefähr in derselben Ebene.

7) An den spitzen Pol des Kristallkegels setzt sich eine Schaltzone

(Hesse) an, in welcher die Neurofibrillen mit den verklebten Stiftchen hervortreten.

8) Die Neurofibrillen biegen um, pressen sich zwischen Kern und Wandung der Retinulazelle hindurch und durchsetzen die Bodenöffnung der Retinulazelle, bzw. die Basalmembran.

9) Die Farbkörnchen verschieben sich je nach Helligkeit und Dunkelheit und zwar in der Weise, daß sich die Farbkörnchenmasse an jene Membranen anlegt, die dem Lichte zugekehrt sind.

10) Aus jedem Ganglion opticum zieht ein dorsales Frontalorgan zur Hypodermis.

11) Das Medianauge ist bei *Apus productus* vierteilig.

12) Die Sehzellen des Medianauges sind prismatisch und entbehren der »Stäbchen«.

13) Der Hauptnervenzug jeder Prismenzelle zerspleißt sich in so viele Büschel, als diese Seiten hat. Jeder Einzelbüschel bildet an der Zellmembran eine Schaltzone, welche in ein Rhabdomer (verklebten Stiftchensaum Hesses) übergeht.

Berlin, im Mai 1908.

Literaturverzeichnis.

Ph. Bertkau, Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Spinnen. I. Die Augen der Spinnen. Arch. Mikr. Anat. 1886. Bd. XXVII. S. 589—630.

Fr. Brauer, Beiträge zur Kenntnis der Phyllopoden. Sitzb. Wien. Akad. 1877. T. VIII.

J. Carrière, Die Sehorgane der Tiere vergleichend anatomisch dargestellt. München 1885.

— Kurze Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane. Zool. Anz. 1886. Bd. IX. Nr. 217. Nr. 230.

— Bau- und Entwicklung des Auges der zehnfüßigen Crustaceen und der Arachnoiden. Biol. Zentralbl. 1889. Bd. IX. S. 225—234.

K. Chun, Atlantis. Zoologica. 1896. H. 19.

E. Claparède, Zur Morphologie der zusammengesetzten Augen bei den Arthropoden. Diese Zeitschr. 1859. Bd. X. S. 191—214.

C. Claus, Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden und verwandter Cladoceren. Diese Zeitschr. 1876. Bd. XXVII. S. 362.

— Der Organismus der Phronimiden. Arb. Zool. Jnst. Wien 1879. Bd. II. S. 1—88.

— Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia nebst vergleichenden Bemerkungen über andre Phyllopoden. Arb. Zool. Inst. Wien 1886. Bd. VI. S. 267.

C. Claus, Über den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung der Leptostraken. Arb. Zool. Inst. Wien 1888. Bd. VIII. S. 1.

— Das Medianauge der Crustaceen. Arb. Zool. Inst. Wien 1891. Bd. IX. S. 225—266.

A. Della Valle, Gammarini del Golfo di Napoli. Fauna Flora Golf. Neapel. 1893. Monogr.

S. Exner, Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien. 1891.

C. M. Gottsche, Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Auges der Krebse und Fliegen. Arch. Anat. Phys. 1852. S. 483.

A. Gerstäcker, Bronns Klass. u. Ordn. d. Tierr. V.

H. Grenacher, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen 1879.

— Über die Augen einiger Myriapoden. Arch. Mikr. Anat. 1880. Bd. XVIII. S. 415—467.

F. H. Herrick, The Development of the Compound Eye of Alpheus. Zool. Anz. 1889. Bd. XII. Nr. 303.

— Alpheus: A Study in the Development of Crustacea. Mem. Nation. Acad. Sci. Washington. 1892. V. 5. Mem. Nr. 4. S. 370.

Rich. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelminthen. Diese Zeitschr. 1897. Bd. LXII. S. 527—582.

— V. Die Augen der Polychaeten Anneliden. Diese Zeitschr. 1899. Bd. LXV. S. 446—516.

— VI. Die Augen einiger Mollusken. Diese Zeitschr. 1900. Bd. LXVIII. S. 379—477.

— Über die sogenannten einfachen Augen der Insekten (Vorl. Mitteil.) Zool. Anz. 1901. Bd. XXIV. Nr. 634.

— Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Diese Zeitschr. 1901. Bd. LXX. S. 347—473. Taf. XVI—XXI. 2 Fig. i. T.

H. Johansen, Über die Entwicklung des Imagoauges von Vanessa. Zool. Anz. 1892. Jahrg. 15. S. 353.

— Die Entwicklung des Imagoauges von Vanessa urticae L. Zool. Jahrb. Anat. 1893. Bd. VI. S. 445—480.

J. S. Kingsley, The Development of the Compound Eyes of Crangon. Journ. Morphol. 1887. V. 1. p. 49—66.

Otto Kirchhoffer, Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer. Teil II der Arbeit: Käfer ohne Kristallkegel. Dissert. Berlin. 1907. 37 S.

E. Korschelt und K. Heider, Lehrbuch der Entwicklungsgesch. der wirbellosen Tiere. Jena 1893.

F. Leydig, Zum feineren Bau der Arthropoden. Arch. Anat. Physiol. 1855. S. 376—480.

— Das Auge der Gliedertiere. Tübingen 1864.

— Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.

O. Miltz, Das Auge der Polyphemiden. Zoologica. 1899. Bd. 11.

J. Müller, Fortgesetzte Untersuchungen über den Bau der Augen bei den Insekten und Crustaceen. Arch. Anat. Physiol. 1829. S. 38—64 u. 1854.

M. Nowikoff, Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. Diese Zeitschr. 1905. Bd. LXXIX.

G. H. Parker, The Eyes in Scorpions. Bull. Mus. Comp. Zool. Harward. College Cambridge. 1887. V. 13. p. 173—208.

— The Histology and the Development of the Eye in the Lobster. Ebenda. 1890. V. 20. p. 1—60.

— The Compound Eyes in Crustaceans. Ebenda. 1891. V. XXI. p. 45—140.

— The Retina and Optic Ganglia in Decapods, especially in Astacus. Mitt. Zool. Stat. Neapel. 1897. Bd. XII. S. 1—73.

W. Patten, Eyes of Molluscs and Arthropods. Ebenda. 1886. Bd. VI. S. 542 bis 756.

— Eyes of Molluscs and Arthropods. Journ. Morphol. 1887. V. I. p. 67—92.

— Studies on the Eyes of Arthropods. II. Eyes of Acilius. Ebenda. 1888. V. II. p. 97—190.

— Is the Ommatidium a Hairbearing Sense Bud? Anat. Anz. 1890. Bd. V. S. 353 bis 359.

Pelsener, Observations on the Nervous System of Apus. 1885. Quart. Journ. Micr. Sci. 1885, Bd. XXV.

E. Radl, Untersuchungen über den Bau des Tractus opticus von Squilla mantis und von anderen Crustaceen. Diese Zeitschr. 1900. Bd. LXVII. S. 551—598.

E. Ray Lancester und A. G. Bourne, The Minute Structure of the Lateral and Central Eyes of Limulus and Scorpio. Quart. Journ. Mikr. Sci. 1883. V. XXIII. p. 177—212.

H. Rejchenbach, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flußkrebses. Abh. Senckenbg. Ges. Frankfurt. 1886. Bd. XIV. S. 1.

B. Rosenstadt, Beiträge zur Kenntnis des Baues der zusammengesetzten Augen bei den Decapoden. Arch. Mikr. Anat. 1896. Bd. XLVII. S. 748—770.

Schaeffer, Der krebsartige Kiefenfuß mit der kurzen und langen Schwanzklappe. 1756.

M. Schultze, Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten. Bonn 1868.

W. Szczawinska, Contribution à l'étude des yeux de quelques Crustacées et Recherches expérimentales sur les mouvements du Pigment granuleux et des cellules pigmentaires sous l'influence de la lumière et de l'obscurité dans les yeux des Crustacées et des Arachnides. Arch. Biol. 1891. Tome 10. p. 523.

H. Viallanes, Recherches anatomiques et physiologiques sur l'oeil composé des Arthropodes. I. La Morphologie de l'oeil de la Langouste. Ann. Sci. Nat. Zool. 1892. Tome XIII. p. 349—368.

Zaddach, De Apodis cancriformis anatome et historia evolutionis. Bonnae 1841.

N. v. Zograf, Das unpaare Auge, die Frontalorgane und das Nackenorgan einiger Branchiopoden. Berlin 1904.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VII.

Fig. 1. 85/1. Augen von hinten u. unten. 1. Ommatidien des eingekrümmten Randes. 2. Hauptaugennerven. 3. Ganglion opticum. 4. Nervenbrücke zwischen Ganglion opt. und Medianauge. 5. Opticus. 6. Seitlicher Augenbecher. 7. Pigmentzone des Medianauges. 8. Ventraler Augenbecher. 9. Haufen kugeliger Zellen. 10. Nervenstrang zwischen seitl. Augenbecher u. Cerebralgangl. 11. Cerebralganglion. 12. Commissuren. 13. Oberlippe-Augenmuskel. 14. Paarige Frontalorgane.

Fig. 2. 150/1. Augen von der Seite. 1. Hauptauge. 2. Hauptaugennerven. 3. Ganglion opt. 4. Seitlicher Augenbecher. 5. Pigmentzone. 6. Aufhängeband. 7. u. 8. Nervenstrang. 9. Sehzellen. 10. Nervenbrücke. 11. Dorsaler Augenbecher. 12. Nerv. 13. Ventraler Augenbecher. 14. Opticus. 15. Cerebralganglion. 16. Commissuren. 17. Haufen kugeliger Zellen.

Fig. 3. 85/1. Augen von oben und vorn. 1. Längscommissuren. 2. Cerebralganglion. 3. Hauptaugennerven. 4. Seitenbecher des Medianauges. 5. Bindegewebe zur Befestigung der seitlichen Augenbecher. 6. Aufhängeband.

Über die Entwicklung der Geschlechtsgänge bei Cestoden, nebst Bemerkungen zur Ectodermfrage.

Von

Hans Heinrich Balß.

(Aus dem zoologischen Institut München.)

Mit Tafel VIII, IX und 1 Figur im Text.

Inhaltsübersicht.

Seite
Einleitung: Material und Methoden 267
Vorbemerkungen über den Bau des Genitalapparates 268
I. Descriptiver Teil. Die Entwicklung der Geschlechtsgänge 271
1. Die erste Anlage der Gänge 271
2. Die Bildung der Geschlechtscloake 275
3. Die weitere Differenzierung 277
a. Die Entwicklung von Cirrus und Vagina 277
b. Die übrigen Geschlechtsorgane 279
aa. Die männlichen 279
α. Cirrusbeutel 279
β. Vas deferens und Vesicula seminalis 280
γ. Hodenkanälchen 281
bb. Die weiblichen 281
α. Receptaculum seminis 281
β. Keimleiter — Uteringang 282
γ. Oviduct und Ovar 283
δ. Dotterstock und Dottergang 283
ε. Schalendrüse 284
ζ. Uterus 284
II. Theoretischer Teil 285
a. Epithel in Cirrus u. Vagina. Cuticulabildung 285
b. Der Uterus. Homologie mit den Trematoden 286
Anhang: Zur Ectodermfrage 287
Die Entstehung der Cuticula 289
Ist die Subcuticula ein Ectoderm oder nicht? 291
Literaturverzeichnis 293
Erklärung der Abbildungen 295

Obwohl für die Entwicklung der Geschlechtsgänge der Cestoden schon einige ältere Arbeiten (SOMMER 1874, LEUCKART 1879, MONIEZ 1881, SCHMIDT 1888, neuerdings kurze Bemerkungen von MEYNER 1895, JACOBI 1897, WOLFFHÜGEL 1900 u. a.) vorliegen, so fehlte doch bisher eine mit den neueren Techniken durchgeführte, zusammenhängende Untersuchung. Bei Trematoden hat kürzlich ROEWER (1906) dieselbe Frage untersucht, und durch seine Resultate erscheint auch die Ectodermfrage in neuem Lichte. Daher schien eine neue Untersuchung bei Cestoden angebracht, deren Ergebnisse hiermit vorgelegt werden.

Die Arbeit wurde im zoologischen Institut der Universität München ausgeführt. Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. R. HERTWIG danke ich sowohl für die Einführung in das wissenschaftliche Studium der Zoologie als für seine Hilfe bei der vorliegenden Untersuchung. Auch Herrn Prof. Dr. DOFLEIN verdanke ich bei meiner Ausbildung viele Anregungen. Besonders aber hat mich Herr Privatdozent Dr. GOLDSCHMIDT bei dieser Arbeit sehr gefördert und unterstützt, daher auch ihm der schuldige Dank.

Material und Methoden.

Als das geeignetste Material erwies sich die im Pferde vorkommende *Anoplocephala magna* (Abildgaard) = *Taenia plicata* Zeder und zwar deshalb, weil wie bei allen im Pferde vorkommenden Tänien (vgl. BRAUN 1894, S. 1602) so auch bei dieser die Entwicklung der Geschlechtsorgane schon gleich in den hinter dem Scolex gelegenen Proglottiden beginnt und auch ziemlich rasch zu Ende geführt wird. Ich verdanke das nach SCHEIBELS (1895, S. 3) Angabe seltene Material der Freundlichkeit des Herrn Privatdozenten Dr. NERESHEIMER. Die sieben, etwa 20 cm langen Tiere entstammten dem Münchener Schlachthause und waren mit Sublimat oder einer Sublimat enthaltenden Mischung (genau ließ sich dies nicht mehr feststellen) konserviert.

Ferner verwandte ich noch Stücke der häufigeren *Anoplocephala perfoliata* (Goeze) aus dem Pferde zur Untersuchung, sowie auch Stücke von *Solenophorus sp.*, die mir von Herrn Geh. Hofrat BÜTSCHLI in Heidelberg in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt waren; leider erwiesen sie sich als für meine Zwecke weniger geeignet.

Da die Quetschmethode von vornherein wegen der Dicke des Wurmes nicht anzuwenden war, benutzte ich die Schnittmethode mit dem Schlittenmikrotom, mit dem das Material nach Paraffineinbettung in 3—5 μ dicke Serien zerlegt wurde.

Von Färbungen wandte ich die verschiedensten an:

a) Die gewöhnliche Doppelfärbung: Delafieldsches Hämatoxylin-Eosin.

b) Eine Methylenblau-Saffranin-Doppelfärbung, besonders zur Darstellung des Plasmakörpers der Zellen. Die Schnitte kommen aus dem destillierten Wasser, werden auf dem Objektträger über der Flamme ungefähr $^1/_2$ Minute mit Nisslschem Seifen-Methylenblau behandelt, ohne daß die Flüssigkeit zum Kochen kommt und dann wieder mit destilliertem Wasser abgewaschen. Hierauf kommen sie rasch durch 40%igen Alkohol in eine Saffraninlösung (200 ccm destilliertes Wasser, 0,5 g alkohollösliches Saffranin [Grübler], 79 ccm Alkohol absolut.), in der sie je nach der Dicke 15 Sekunden bis 1 Minute unter Bewegung gefärbt werden, worauf sie sehr rasch durch die Alkoholreihe ins Xylol und den Kanadabalsam gelangen. Auch die Kombination Methylenblau-Eosin leistet gute Dienste.

c) Zur Darstellung der Basalmembran, die sich dabei intensiv blau färbt, dient die Dreifachfärbung nach Mallory. Man färbt kurz (2 Minuten ungefähr) mit Säurefuchsin vor, wäscht mit destilliertem Wasser aus, beizt die Schnitte darauf mit einer 1%igen Lösung von Phosphormolybdänsäure ungefähr 1—2 Minuten lang und legt sie dann in folgende Lösung:

Anilinblau	0,5 g.	Oxalsäure	2,0 g.
Orange G	2,0 g.	Destilliertes Wasser	100 g.

In dieser bleiben sie 2—5 Minuten, wobei man sie dadurch kontrollieren kann, daß sie zuerst in destilliertem Wasser ausgewaschen und dann kurz in 40%igen Alkohol gebracht werden, in dem erst die blaue Färbung hervortritt. Ist die gewünschte Stärke noch nicht erzielt, bringt man sie in die Mischung zurück. Andernfalls durch die Alkoholreihe ins Xylol.

Außer diesen Methoden wandte ich noch die Thioninmethode Heins (1904, S. 551) sowie das von Roewer angegebene Gemisch (1906, S. 187) mit Bleu de Lyon-Ammoniumpikrat an, ohne jedoch bessere Erfolge zu erzielen. Insbesondere blieb die elektive Färbbarkeit der Subcuticularzellen nach der Heinschen Methode aus.

Vorbemerkungen über den Bau des Genitalapparates.

Bevor ich nun zur eigentlichen Darstellung meiner Resultate übergehe, will ich noch einige allgemeine Bemerkungen über das von mir untersuchte Tier vorausschicken. Was den Namen betrifft, so muß der Bandwurm nunmehr: *Anoplocephala magna* (Abildgaard) heißen. Da Scheibel (1895) in seiner Tafel der Synonymieen Blanchard, der die neue Gattung *Anoplocephala* aufgestellt hatte, vergißt, so gebe ich eine neue Tafel der hauptsächlichsten Synonymieen:

1789. *Taenia magna* Abildgaard in O. F. Müller, Zoologica danica seu Animalium Daniae et Norvegiae variorum ac minus notorum descriptiones et historia. p. 50, tab. CX, Fig. 1. (zitiert nach Scheibel, 1895).

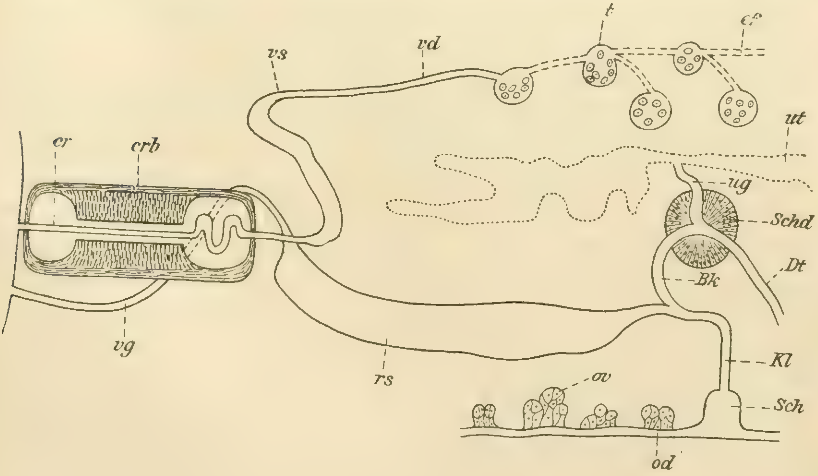
1800. *Alyselminthus plicatus* Zeder in Erster Nachtrag zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer von J. A. Goeze, Leipzig. S. 250.

1819. *Taenia plicata* Rudolphi in Entozoorum synopsis, cui accedunt mantissa duplex et indices locupletissimi. S. 145.

1891. *Anoplocephala plicata* Zeder in R. Blanchard, Mémoires de la société zoologique de France pour l'année 1891. T. IV, p. 448.

1895. *Taenia magna* Abildgaard in Scheibel, Der Bau der *Taenia magna* Abildgaard. Inauguraldissertation Gießen-Frankfurt.

Über die Anatomie finden sich in der letztgenannten Arbeit Scheibels gute Angaben, auf die ich bei der Darstellung meiner Befunde noch zurückkommen werde. Doch gebe ich zuerst noch eine kurze Skizze des Geschlechtsapparates mit der Angabe meiner Bezeichnungen (Textfig. 1).



Textfig. 1.

a. Der männliche Geschlechtsapparat besteht aus den auf der dorsalen[1] Seite liegenden Hodenbläschen (*t*), deren Vasa efferentia (*ef*) sich zu einem Vas deferens (*vd*) vereinigen, welches sich in älteren Proglottiden nach einigen Windungen zu einer von sogenannten Prostatadrüsenzellen umgebenen Vesicula seminalis (*vs*) erweitert, um sich dann in den Cirrus (*cr*) fortzusetzen, das bekannte chitinöse zur Begattung dienende Organ, das von einem mächtigen Cirrusbeutel (*crb*) umgeben wird.

Hier ist der Ort, um eine Einrichtung des Cirrus zu besprechen, die bisher, soviel mir bekannt ist, ähnlich nur von der Vagina einiger Bandwürmer beschrieben wurde (vgl. Braun, 1894, S. 1427). ich meine einen sogenannten Klappenventilapparat (Taf. VIII, Fig. 4). Er liegt beinahe in der Mitte des Cirrus, etwas mehr der Ausweitung im letzten Abschnitt des Cirrusbeutels zu, und stellt eine Unterbrechungsstelle des Cirrus dar. Das Rohr erscheint wie zerteilt und die Ränder, welche stachelartige Fortsätze an ihrem Ende tragen, nach innen umgeklappt. Dadurch wird die Röhre an dieser Stelle nur von einem dünnen Kanal durchbohrt, der für gewöhnlich verschlossen ist und den Samen zurückhält. Denn wenn die Vesicula seminalis mit Spermatozoen erfüllt ist, können diese nur bis zum Klappenventilapparat vordringen.

Bei der Begattung wird er jedenfalls geöffnet, doch konnte ich den Mechanismus dieses Vorgangs nicht genauer untersuchen.

b. Der weibliche Geschlechtsapparat besteht aus Ovar (*ov*), Schalendrüse (*Schd*), Uterus (*ut*), Dotterstock und den nach außen führenden Gängen, Receptaculum seminis (*rs*) und Vagina (*vg*).

Das Ovar ist längs der ventralen Seite der Proglottide ausgebreitet. Die einzelnen Eifollikel sitzen dem Keimleiter (*od*) auf und haben das Aussehen von hängenden Trauben. In der Mitte des Keimleiters befindet sich der auch von andern Cestoden (vgl. Braun, 1894 S. 1423) her bekannte Schluckapparat (*Sch*). Von ihm geht ein zum Uterus ziehender Gang aus, den ich ebenso wie Scheibel als einheitlich auffasse und an dem ich drei Abschnitte unterscheide:

1) Den unpaaren Keimleiter (*Kl*) vom Schluckapparat bis zur Einmündung des Receptaculum seminis reichend.

2) Den Befruchtungskanal (*Bk*), von da bis zur Schalendrüse.

3) Den Uteringang (*ug*) von der Schalendrüse bis zur Mündung in den Uterus.

Die Vagina (*vg*) mündet neben dem Cirrus und beschreibt unter dem Cirrusbeutel eine Krümmung.

Der Dottergang (*Dt*) mündet in die Schalendrüse.

---

[1] Über dorsal und ventral vgl. Leuckart 1879, S. 352.

I. Deskriptiver Teil. Die Entwicklung der Geschlechtsorgane.

Über die Histologie der einzelnen Gänge werde ich im Verlaufe meiner Arbeit einzelne Bemerkungen machen, ich gehe daher jetzt zum eigentlichen Thema über, wobei der Gang der Darstellung der folgende sein wird: Zuerst betrachte ich die Anlage sämtlicher Organsysteme im Zusammenhange, in ihren gegenseitigen Lagebeziehungen; erst dann werde ich die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Organe, zuerst der männlichen, dann der weiblichen, im einzelnen verfolgen.

1. Die erste Anlage.

Den Mutterboden sowohl für die Geschlechtsgänge als auch die Geschlechtsdrüsen der Bandwürmer stellt das mit dem Namen Parenchym bezeichnete Bindegewebe dar, welches das Gerüst des ganzen Körpers des Tieres bildet, in das alle Organe eingebettet sind. Man bemerkt gleich hinter dem Scolex, wo die Bildungsstätte der Proglottiden ist, also die Maschen des Parenchyms eng und die Kerne klein und wenig differenziert sind, eine Ansammlung von lebhaft gefärbten Kernen, die an den Stellen liegen, wo auch später die umfangreichsten Organkomplexe des Geschlechtsapparates sind, nämlich einmal in der Nähe des linken Seitenrandes, dorsal vom Hauptgefäß des excretorischen Apparates, also an der Stelle, wo später Cirrusbeutel und Vagina sich befinden, sodann in der Mitte des ventralen Seitenrandes, der Stätte des Schluckapparates, Dotterstockes und der Schalendrüse (im folgenden kurz durch ventrale Zellenanhäufung bezeichnet). Beide Anhäufungen sind durch einen Längsstreifen von vorerst noch ungeordneten Parenchymzellen, der Anlage des Receptaculum seminis, miteinander verbunden. Auch die Anlage des Vas deferens kann man auf Querschnitten als einen feinen Strang von aneinandergereihten Kernen erkennen, der frei neben dem weiblichen Strang und von ihm getrennt einherläuft. Ich spreche absichtlich immer nur von Kernen und nicht von Zellen, denn in dem Fasergewirr kann man das um die Kerne liegende spärliche Protoplasma kaum erkennen. Nebenbei bemerkt sind diese Verhältnisse nur auf Sagittalschnitten zu beobachten; auf Transversalschnitten sind die Stränge wegen ihrer Kleinheit immer schief getroffen und nicht gut festzustellen.

Diese Kernstränge ordnen sich nun zu typischen Epithelsträngen, die vorerst noch geschlossen sind, an (Fig. 2, Taf. VIII); ungefähr Glied 40 hinter dem Scolex entsteht so vor allem der Strang des Receptaculum seminis, der sich nach dem vorderen Kernhaufen fortsetzt, um sozusagen das Gerüst der Vagina zu bilden; hier nähert er sich auch dem den Cirrus bildenden Epithelstrang. Man kann diese Verhältnisse nur auf mit MALLORY gefärbten Schnitten feststellen, da hier die Stränge gegen das umgebende Gewebe durch eine feine blaue Linie abgegrenzt werden. Nach hinten setzt sich das Receptaculum seminis mit dem ebenfalls als Epithelstrang entstehenden Keimleiter in Verbindung, der in der vorhin erwähnten ventralen Kernanhäufung entsteht (Fig. 6). Die Anlage des Cirrusapparates ist anfänglich noch von der Oberfläche des Seitenrandes getrennt, rückt aber mit dem Wachsen der Proglottis immer weiter nach vorn und der Oberfläche zu (Fig. 1). Gleichzeitig entsteht auch im Innern geschlossen die Genitalcloake, indem Vas deferens und Vagina in ein von einem einschichtigen Epithel ausgekleidetes Säckchen einmünden (Fig. 3, 1). Während Fig. 3 einen Querschnitt durch dieses Epithelsäckchen zeigt, sieht man auf dem Längsschnitt Fig. 1 Cirrusrohr und Vagina in das Säckchen münden. Dieses rückt während des Wachstums immer mehr dem Rande zu, wobei es histologische Veränderungen erleidet, die wir später verfolgen werden, um schließlich nach außen durchzubrechen. Mit dem ventralen Zellhaufen von Anfang an verbunden, erstreckt sich längs des ventralen Seitenrandes, innerhalb der Markschicht des Körpers, der transversalen Muskelschicht angelehnt, die gemeinsame Anlage des Oviductes und des Ovariums, als ein von feinsten Fibrillen umgebener Gewebestrang, in dem Kerne sichtbar sind (Fig. 5).

Auf der andern, dorsalen Seite der Proglottis sehen wir ebenfalls Parenchymzellen sich sondern; ihr Plasma vergrößert sich, und nach weiteren Umwandlungen liefern sie die Hodenbläschen. Ob auch sie von vornherein mit ihren Ausführgängen, den Vasa efferentia, verbunden sind, habe ich wegen deren Kleinheit nicht genau feststellen können; doch glaube ich es annehmen zu dürfen.

Vergleichen wir nun mit diesen Angaben das bisher in der Literatur bekannt gewordene, so sehen wir, daß vor allem in zwei verschiedenen Fragen die Meinungen der Autoren differieren:

1) Entstehen Vagina und Vas deferens als gemeinsamer Strang, der sich erst später in die beiden Gänge sondert, oder sind sie von Anfang an als gesonderte Stränge angelegt?

2) Entstehen die Ausführgänge der Geschlechtsdrüsen mit diesen gleichzeitig und im Zusammenhang mit ihnen oder setzen sie sich erst sekundär mit ihnen in Verbindung?

SOMMER, der, von einigen Angaben FEUEREISENS (1868, S. 181) in seiner Arbeit über *Taenia setigera* (Froehlich) abgesehen, als erster eine zusammenhängende Darstellung unsrer Frage gibt (1874, S. 514), fand bei *Taenia mediocanellata* Kchm. an jungen Proglottiden (etwa Glied 140 hinter dem Kopfe) einen in der Nähe des Seitenrandes beginnenden, aus vielen Kernen zusammengesetzten transversalen Parenchymstreifen, der die gemeinsame Anlage für Vagina und Vas deferens, ferner an seinem, dem hinteren Gliedrande genäherten Endstücke auch für Samenblase, Mittelstück des Eierstockes, Eileiter, Schalendrüse und Dottergang bildet. Dieser Streifen rückt im Verlaufe der Entwicklung über das excretorische Seitengefäß hinaus nach dem Gliedrande vor, wobei er sich in einen das Vas deferens liefernden Streifen und den Scheidenstreif sondert. An dem nach der Mitte der Proglottide zugewandten Ende dieses letzteren entsteht (ungefähr Glied 287) ein vertikal verlaufender Parenchymstreif, die Anlage des Uterus, ferner die Anlage der weiblichen Drüsen. Über die Entstehung der Hoden finden wir keine Angaben.

Leuckart (1879, S. 564), in der zweiten Auflage seines Parasitenwerkes, ergänzt diese Angaben Sommers an demselben Wurme *Taenia saginata* Goeze (= *Taenia mediocanellata* Kchm.). Auch er betont die gemeinsame Anlage des Samenganges und der Scheide, die erst später durch den Schwund der sie verbindenden Zwischensubstanz sich voneinander trennen. Anfangs fehlen noch die Öffnungen der Geschlechtsgänge nach außen, obwohl schon die inneren Höhlungen vorhanden sind; die Geschlechtscloake bildet sich vielmehr erst später aus. Gemeinsam mit den Gängen verbunden, legt sich am hinteren Ende der Uterus an, und der Samengang trennt sich erst spät von diesem ab; dagegen legen sich die Geschlechtsdrüsen, selbst Hoden, Keim- und Dotterstock, getrennt im Parenchym an und setzen sich erst später mit den Ausführgängen in Verbindung.

Ähnlich verläuft auch die Entwicklung bei *Bothriocephalus latus* Bremser (Leuckart, 1879, S. 897). Auch hier entsteht in jungen Gliedern »ein Häufchen kleiner Kernzellen«, das sich vom Parenchym nur wenig abgrenzt und die Form eines Längsstreifens annimmt; gleichzeitig legen sich, wie Leuckart, seine früheren Beobachtungen modifizierend, bemerkt, auch die keimbereitenden Genitalien an; und zwar nehmen sicher Ovar und Dotterstock aus den Zellen der ersten Anlage ihren Ursprung, wahrscheinlich aber auch die Hodenbläschen. Letzteres will Leuckart daraus schließen, daß die größeren Stämme der Vasa efferentia durch Ausstrahlungen des Samenleiters ihren Ursprung nehmen. Später sondert sich auch hier der einheitliche Parenchymstreif in die Anlagen der einzelnen Gänge, wobei das vordere Ende des späteren Vas deferens anschwillt und den Cirrusbeutel liefert.

Nach SCHMIDT (1888) differenzieren sich bei *Bothriocephalus latus* aus der primären Anlage drei übereinander liegende parallele Stränge, von denen der ventral gelegene, zuerst sichtbar werdende zur Vagina, der dorsale zum Vas deferens und der mittlere zum Uterus wird. Anfangs sind die Anlagen noch nicht getrennt, sondern fließen an vielen Stellen zusammen, und sondern sich erst später voneinander. Zum Unterschiede von LEUCKARTS Angaben sollen Hoden, Ovarien und Dotterstöcke ganz unabhängig von der primären Genitalanlage auftreten. Sie entwickeln sich zwar auch aus »der Körpergrundsubstanz der jungen Proglottiden, diesem Gewebe von embryonalem Charakter«, doch entstehen sie ganz selbständig und unabhängig von den Ausführgängen. Allerdings ist dies nur für den Hoden und den Dotterstock sichergestellt, während es für das Ovar wegen seiner Lage in der unmittelbaren Nähe des Endes der Genitalanlage schwerer fällt, die Verhältnisse klarzustellen. Doch da die ersten Ovarialbläschen nicht als Knospen der Genitalanlage, sondern zerstreut im Parenchym entstehen, so glaubt F. SCHMIDT seine Behauptung sichergestellt zu haben; Hoden, Ovarien und Dotterstöcke treten durchaus unabhängig von der primären Genitalanlage auf.

Ähnlich verläuft nach demselben Autor die Genitalienentwicklung bei *Triaenophorus nodulosus* Rud., bei dem wir auch eine gemeinsame Anlage von Cirrus und Vagina finden, die dann in die beiden Stränge zerfällt. Ein Teil des Ovars entsteht dabei durch Sprossung aus der ursprünglichen Anlage, während ein andrer Teil einer Umwandlung der benachbarten Parenchymzellen seinen Ursprung verdankt, indem diese sich erst sekundär der primären Anlage anschließen. Ebenso entstehen Hoden und Dotterstock getrennt im Parenchym.

Der erste, der eine mit meinen Befunden besser übereinstimmende Darstellung gab, war MONIEZ 1888, der bei *Leuckartia* in der Mitte der jungen Glieder eine Anhäufung von jungen Zellen fand (die Anlage der weiblichen Drüsen), von der zwei von Anfang an getrennte Zellstreifen nach dem einen Rande zu herauswachsen, die Anlagen der Vagina und des Samenleiters. Beide setzen sich erst später mit der Außenwelt in Verbindung; der Samenleiter trennt sich dabei von dem mittleren Zellenhaufen ab, »pour«, wie sich MONIEZ ausdrückt, »se terminer d'une façon vague dans les tissus«.

Wie man sieht, stimmen meine eignen Befunde mit diesen Angaben überein, nur daß bei *Anoplocephala magna* (Abildgaard) der Samenleiter von Anfang an nicht mit den weiblichen Organen in irgendwelcher Berührung steht.

Doch stellen die folgenden Autoren wieder die als einheitlicher Strang entstehende Anlage des Vas deferens und der Vagina (bzw. des Receptaculum seminis, der Verlängerung der Vagina) fest, so MEYNER (1895) bei der von ihm neu beschriebenen *Taenia mucronata*, ferner JACOBI (1897) bei *Diploposthe laevis*.

Aus den angeführten Feststellungen ergibt sich, daß vielleicht der Modus der Anlage der Ausführgänge bei verschiedenen Arten tatsächlich verschieden sich verhält; doch ist bis jetzt die ganze Frage nur von nebensächlicher Bedeutung, da phylogenetische Schlüsse über die Herkunft der Gonoducte der Platoden noch nicht gezogen wurden. Die GEGENBAURsche Hypothese (1901), sie von Excretionsgefäßen abzuleiten, wurde erst kürzlich von A. LUTHER (1906) widerlegt.

Um meine Beantwortung der ersten Frage also noch einmal zu wiederholen, so glaube ich, daß entweder tatsächlich in der Entwicklung der Gonoducte Verschiedenheiten bei den einzelnen Arten vorkommen, indem Vas deferens und Vagina bald vereinigt, bald von Anfang an getrennt entstehen; oder aber die Autoren haben die Verhältnisse auf nicht genügend dünnen oder unrichtig orientierten Schnitten — nur Sagittalschnitte führen zum Ziel — untersucht. Bei *Anoplocephala magna* (Abdgd.) entstehen jedenfalls beide Kanäle von Anfang an getrennt.

Auch der zweiten, oben auseinandergesetzten Frage — werden die Geschlechtsdrüsen, Hoden und Ovar, von vornherein mit ihren Ausführgängen verbunden angelegt, oder treten sie erst sekundär miteinander in Zusammenhang? — kommt wohl keine große Bedeutung zu. Die älteren Autoren stritten sich rein um die Tatsache als solche, und erst GEGENBAUR (1901, II., S. 478) stellte die Theorie auf, daß in der getrennten Anlage ein Anschluß an die Cölenteraten zu sehen sei.

Jedenfalls habe ich für *Anoplocephala magna* (Abdgd.) vorhin schon betont, daß es mir für die Hoden nicht mit Sicherheit gelungen ist, die Frage zu entscheiden. Die Ovartrauben dagegen entstehen als Sprossen des Oviductes.

2. Bildung der Genitalcloake.

Die Frage nach der Bildung der Genitalcloake ist mit der nach dem morphologischen Werte des Cirrus verbunden. Während die meisten Autoren diesen nur für das veränderte Ende des Vas deferens hielten, stellte KAHANE (1880, S. 222) eine andre Hypothese auf; er glaubte, daß der Cirrus als eine Einstülpung der Cuticula entstehe, von deren Grunde aus wieder ein Rohr, der Cirrus, nach außen wachse, während er sich nach innen mit dem Vas deferens in Verbindung setze. Der periphere Teil der Einstülpung aber solle die Innenwand des Cirrusbeutels auskleiden. Dadurch wäre also der Cirrus nicht als eine Verlängerung des Samenleiters, sondern als ein selbständiges Organ aufzufassen.

Allein diese Darstellung der Entwicklung fand von keinem Beobachter eine Bestätigung. Braun weist sie (1894, S. 1927) zurück, und auch seither ist in der Literatur die Bildung der Geschlechtscloake immer anders beschrieben worden.

Nach Kraemer (1892) weitet sich bei *Cyathocephalus truncatus* (Pallas) Kessler das Ende der Vas deferens zu einem Lumen aus, während von der Körperoberfläche her die Cuticula eine Einsenkung bildet und sich mit diesem Lumen verbindet.

Ähnlich entsteht auch nach Meyner (1895) bei *Taenia mucronata* Meyn. von der Körperoberfläche her eine Vertiefung, die sich mit den Lumina der Vagina und des Vas deferens in Verbindung setzt und die Geschlechtscloake liefert (ebenso Wolffhügel, 1900). Dem bei *Anoplocephala magna* (Abdgd.) vorkommenden Modus nähert sich dagegen mehr die von Jacobi (1897) beschriebene Bildungsweise bei *Diploposthe laevis*. Hier entsteht von innen her ein sogenanntes »Genitalrohr«, eine Anhäufung parenchymatöser Zellen, das sich den Weg nach der Oberfläche bahnt zur Bildung der Geschlechtscloake.

Dementsprechend verläuft auch der Vorgang bei *Anoplocephala magna* (Abdgd.). Hier münden, wie schon oben erwähnt, Cirrus und Vagina bereits im Innern des Bandwurmkörpers in eine von einem einschichtigen Epithel ausgekleidete Blase (Fig. 1), und vor dieser, dem Seitenrande zu, bildet sich ein Strang von dicht aneinander gelagerten Parenchymzellen (das »Genitalrohr« Jacobis, ein Name, den ich jedoch nicht annehme, da ja keine Höhlung vorhanden ist). Dieser Strang ist nach der Stelle zu gerichtet, wo später die beiden Geschlechtsgänge ausmünden werden, nämlich da, wo die betreffende Proglottide an die vorhergehende, dem Kopfe näherliegende, anstößt.

Die ursprünglich von einem einfachen Plattenepithel ausgekleidete Blase geht nun weitere Veränderungen ein, indem das Epithel durch eine ähnlich der Körpercuticula ausgebildete, mit feinen Härchen besetzte Cuticula ersetzt wird. Genau habe ich diesen Prozeß an meinen Präparaten leider wegen der Kleinheit der Elemente nicht verfolgen können; er wird wohl ebenso verlaufen wie bei der Vagina (siehe unten), indem die Epithelzellen degenerieren und die um das Säckchen liegenden Parenchymzellen die Cuticula, vielleicht auch die angrenzende Basalmembran abscheiden. So ist im Innern des Wurmkörpers schon die ganze Geschlechtscloake im fertigen Zustande entstanden, und die einzigen Veränderungen, die sie noch einzugehen hat, bestehen darin, daß sie in der Richtung des Parenchymstreifens der Oberfläche zuwächst und sich öffnet. Ihr entgegen findet auch eine ganz geringe Einsenkung der Körpercuticula statt, und indem beide Cuticulae sich miteinander in Verbindung setzen, entsteht die Mündung der Gänge; diese haben inzwischen ebenfalls sich fertig ausgebildet, ein Prozeß, den wir nunmehr verfolgen wollen.

3. Die weitere Differenzierung.

a. Die Entwicklung von Cirrus und Vagina.

Die Entwicklung dieser beiden Gänge hat so viel des Gemeinsamen, daß wir sie zusammen behandeln wollen.

Wie schon oben erwähnt, legen sich in den hinter dem Scolex sich bildenden Proglottiden die zur Bildung der beiden Gänge bestimmten Parenchymzellen zu je einem echten Epithelstrang (Fig. 9, 2, 7) zusammen, während andre Zellen senkrecht zu ihm angeordnet erscheinen. In diesem Epithelstrang bildet sich nun, von vorn nach hinten zu fortschreitend, ein Lumen aus, indem die Zellen auseinander weichen und so »Epithelröhren« bilden; ein Stadium, auf dem sie aber nicht lange verweilen. Denn bald sehen wir, wie einige Zellen kleiner werden, wie die Kerne sich dunkler färben und zugrunde gehen; dabei sinken sie nach dem Parenchym zu ein, bis sie auf die sogenannte Basalmembran zu liegen kommen, die auf den Präparaten als eine (mit Anilin) lebhaft blau gefärbte Linie hervortritt (Fig. 11, 12, 13). Während hier nun die Kerne degenerieren und ihre Substanz vom Plasma wohl resorbiert wird, beginnt der Prozeß der Cuticulabildung, indem die umgebenden Parenchymzellen, die durch Ausläufer mit dem Strang in Verbindung stehen, die Cuticula abscheiden, wie es auch für die Trematoden von Roewer beschrieben wurde; gleichzeitig bilden sie auch die feinen Stacheln, die im Lumen der Gänge liegen und hier wohl einen Reizapparat darstellen. Auf diesen Vorgang der Bildung der Cuticula gehe ich im theoretischen Teile näher ein. Unter den umgebenden Parenchymzellen sind auch die`Myoblasten der Ringmuskeln zu suchen, die ebenfalls auf den Präparaten als feine, die Basalmembran umgebende Fasern hervortreten. Cuticulabildner und Myoblasten sind morphologisch nicht unterschieden, und so dachte ich zuerst an Epithelmuskelzellen, die auch die Cuticula abscheiden, wie sie ähnlich erst vor kurzem von M. Rauther (1906) bei *Mermis* beschrieben worden sind. Auch hier soll ein und dieselbe Zelle sowohl die contractile Fibrille als auch die Cuticula der Spiculascheide abscheiden. Auch bei *Acaris* scheiden nach den Untersuchungen von Loos die Epithelzellen am Oesophagus sowohl Cuticula als Muskelfaser ab; somit wäre es nichts prinzipiell Neues, wenn wir auch für Cestoden den gleichen Vorgang annehmen wollten, daß die Parenchymzelle vielleicht mit einem Teil ihrer Ausläufer die Cuticula, mit einem andern Muskelfibrillen bilden würde. Doch können wir zum Vergleich die Körperoberfläche heranziehen, an der bekanntlich auch eine Cuticula nebst Ringmuskeln liegt; hier wird wohl, wie wir annehmen dürfen, der Bildungsmodus derselbe sein. Hier haben bekanntlich Blochmann (1896) und Zernecke (1896) bei *Ligula* die sogenannten Sommer-Landoisschen Zellen als die Myoblasten der Ringmuskeln beschrieben, während die Cuticula von den Epithelzellen abgeschieden werden solle. Jedoch wurden diese Verhältnisse immer nur von der Blochmannschen Schule beschrieben, andre Autoren, wie Cohn (bei *Amphilina* — kontra Hein) erwähnen sie nicht. Auch Blochmanns Bilder selbst sind nicht sehr überzeugend, wenigstens in bezug auf die Sommer-Landoisschen Zellen. In seinem Vortrag gibt er sie nur auf dem schematischen Schnitt (Fig. 1), nicht der nach dem Präparat gezeichneten Fig. 2. Man vergleiche auf Fig. 1 das Aussehen der Sommer-Landoisschen Zelle mit einer Parenchymzelle, etwa der, die die Fasern nach der Cuticula sendet! Abgesehen von der verschiedenen Farbe, die doch nur im Schema hervortritt, wird man kaum einen Unterschied bemerken; und wie schwer ist es im allgemeinen Fasergewirr zu entscheiden, ob eine Zelle ihre Ausläufer nach dem Muskel oder der Cuticula sendet. Auch Zerneckes Bilder sind nicht klar, da er die Golgische Methode angewandt hat, welche die feinsten Fibrillen gar nicht färbt; z. B. vergleiche man die Sommer-Landoissche Zelle in Abb. 6 mit den Parenchymzellen Abb. 16 und den Ganglienzellen Abb. 36 (die Blochmann in seinem Vortrag dann als Parenchymzellen auffaßt). Alle diese Zellen sehen sich sehr ähnlich; daher glaube ich an der Existenz der Sommer-Landoisschen Zellen zweifeln zu dürfen. Bei *Anoplocephala magna* (Abdg.) habe ich jedenfalls nichts finden können, und ich muß es also unentschieden lassen, ob die Cuticula und die Ringmuskeln von den Ausläufern ein und derselben Zelle oder von verschiedenen Zellen, die wir nur noch nicht morphologisch trennen können, abgeschieden werden.

Vergleichen wir nun das bisher Festgestellte mit dem in der Literatur Bekannten.

Daß in den embryonalen Gängen der Cestoden ein typisches Epithel vorhanden sei, wurde schon von mehreren Beobachtern festgestellt, so von Moniez bei *Leuckartia* (1881), F. Schmidt (1888) bei *Bothriocephalus latus*, Kraemer bei *Cyathocephalus truncatus* (1892), ferner von Sabussow (1898) und Minkert (1906) bei *Triaenophorus nodulosus.* Rud. Alle diese Beobachter sind sich zwar darüber einig, daß im ausgebildeten Zustande diese Epithelzellen den Organen fehlen, aber was mit ihnen geschehen ist, darüber sind sie im unklaren.

Moniez sagt (S. 66): Le rudiment du vagin et celui du spermiducte se creusent d'un canal rempli de granulations diverses, dues sans doute à la destruction des cellules centrales; obwohl diese richtige Darstellung durch die Arbeit F. Schmidts bestätigt wurde, verwirft sie Braun (1894, S. 1604) ganz mit Unrecht. Sabussow und Minkert stellen die Hypothese auf, daß die Epithelzellen ins Innere des Körperparenchyms einsanken und von hier aus dann die Cuticula abschieden, wie es ähnlich von Zander (1897) für den Pharynx der Tricladiden festgestellt und von Blochmann dann für die ganze Körperoberfläche der Cestoden behauptet worden war, obwohl bei diesen niemand den Vorgang wirklich gesehen hatte. So ist auch bei *Anoplocephala magna* (Abdg.) nichts von einem Einsinken zu sehen, vielmehr unterliegen die Epithelzellen der Degeneration. Zu erwähnen wäre hier noch die Fuhrmannsche Ansicht, die aber auch durch die Beobachtung widerlegt wird, daß ein Teil der Epithelzellen die Cuticula abscheiden, während ein andrer die Haken bilde.

Es wäre zum Schlusse noch die Frage aufzuwerfen, warum das Epithel, wenn es, ohne irgendwelche Funktion verrichtet zu haben, degeneriert, überhaupt noch gebildet wird? Die Beantwortung dieser Frage möchte ich jedoch auf den theoretischen Teil verschieben, und gehe nun zur Entwicklung der übrigen Organe über.

b. Die Entwicklung der übrigen Geschlechtsorgane.

aa. Der männlichen.

α. Cirrusbeutel.

Der Cirrusbeutel besteht im ausgebildeten Zustand aus dem muskulösen Apparat, der aus den sogenannten Muskelplatten (Jacobi, 1897) besteht und von einer Schicht blasiger (Scheibel, 1895) oder flaschenförmiger (Jacobi) Zellen umgeben ist, deren Ausläufer nach den Muskeln zu und durch die oberflächlich gelegenen zu den inneren vordringen (Fig. 19). Über die Natur dieser Zellen können keine Zweifel bestehen, es sind die Myoblasten der Cirrusmuskeln, sowohl der äußeren longitudinalen, als auch der inneren circulären. Sie differenzieren sich aus gewöhnlichen Parenchymzellen heraus, wie man auf Fig. 7 sieht, wo sie in großer Menge um die ersten Fibrillen angeordnet sind. Mit dem Wachsen der Muskelschicht wachsen auch die Zellen, ihre Ausläufer anastomosieren, und ihre Kerne werden größer, bis sie das in Fig. 19 dargestellte Aussehen erhalten. Man hat sie auch als Prostatadrüsenzellen deuten wollen (Scheibel 1895, Fuhrmann 1895), jedoch senden sie gar keinen Ausführungsgang nach dem Cirrus zu, so daß man keinen Grund hat, ihnen eine secretorische Funktion zuzuschreiben.

Man bemerkt übrigens auf Schnitten (Fig. 7, 1) auch Kerne, die den Cirrusmuskeln von innen direkt anliegen und in spärlicher Anzahl sich hier verteilen. Diese Zellen bilden die die Höhle auskleidende Membran, die jedoch sehr dünn ist und, da sie sich nicht different färbt, schwer bemerkt wird, so daß ich anfangs überhaupt an ihrer Existenz zweifelte.

Das Innere der Höhlung ist von faserigem contractilen Parenchymgewebe erfüllt, über das nichts weiter zu bemerken ist.

β. Die Entwicklung des Vas deferens und der Vesicula seminalis.

Über den Bau des ausgebildeten Vas deferens sind die Ansichten der Autoren verschieden; die einen lassen es von einer epithelialen Zellschicht ausgekleidet sein (Roboz, 1882, S. 283, Schmidt, 1888), die einer strukturlosen Membran aufsitzt (Basalmembran), während es nach der Beschreibung der andern von einer strukturlosen Membran ohne Kerne bedeckt ist.

Dementsprechend ist auch die Darstellung seiner Entwicklung verschieden, nach Schmidt (1888) entsteht zuerst ein solider Epithelstrang, der von senkrecht zu ihm gestellten Zellen im Parenchym umgeben ist; die Epithelzellen weichen auseinander und bilden ein Lumen, während die umgebenden Parenchymzellen Muskelfasern abscheiden sollen, wobei sie, wenigstens teilweise zugrunde gehen.

Nach Lönnberg sollen jedoch die Epithelzellen miteinander verschmelzen und so einer homogenen Membran den Ursprung geben (zitiert nach Braun, 1894, S. 1407).

Braun selbst stellt, durch die Blochmannschen Untersuchungen veranlaßt, die Ansicht auf, daß das Epithel in die Tiefe sänke und hier zu den das Vas deferens umgebenden Prostatadrüsenzellen würde, eine Ansicht, die sich auch hier nicht bestätigt.

Vielmehr ist (vgl. Fig. 21) das solide Epithelrohr gleich von Anfang an von sich dunkler färbenden, mit ihren Fasern nach ihm konvergierenden Zellen umgeben. Während nun die inneren Epithelzellen sich abflachen, zusammenklumpen und am ausgebildeten Organe nur noch hier und da als kleine Kerne, die der Abschlußmembran dicht anliegen (Fig. 16), sichtbar sind, werden umgekehrt die umgebenden Parenchymzellen größer, bilden unter sich anastomosierende Ausläufer, die nach dem Lumen des Organs gerichtet sind und in es die Secrettröpfchen abscheiden, die als stark lichtbrechende, mit Safranin und Orange sich lebhaft tingierende Massen häufig in ihm angetroffen werden. Von den von SCHMIDT (1888) erwähnten Muskeln habe ich jedoch nichts finden können, seine Myoblasten sind jedenfalls auch Prostatadrüsenzellen gewesen.

Von einem Einsinken von Zellen kann auch hier keine Rede sein.

γ. Die Hodenkanälchen.

Die Entwicklung der Hodenkanälchen ist sehr schwierig zu verfolgen, und zwar wegen ihrer außerordentlichen Kleinheit, die es bewirkt, daß man nur auf dünnen Sagittalschnitten einigermaßen eine Anschauung von ihnen bekommt. Sie entstehen, wie man da sieht (Fig. 24), aus einzelnen Zellen, die eine dünne, faserige Membran zwischen sich ausscheiden. Ob sie aber gleich von Anfang mit den Hodenbläschen in irgendwelcher Verbindung stehen, oder ob sie erst sekundär mit ihnen zusammentreten, habe ich nicht feststellen können, wegen der Kleinheit der Elemente; im ausgebildeten Zustande hat ein Kanälchen ja nur einen Durchmesser von 10 μ. Daher sind sie auf sehr dünnen Schnitten im embryonalen Zustande schwer zu erkennen.

Die Entwicklung der Hoden in ihren Details habe ich nicht weiter verfolgt.

bb. Die Entwicklung der weiblichen Organe.

Analog den männlichen Gonoducten entwickeln sich auch die Ausführgänge der weiblichen Geschlechtsprodukte alle, mit Ausnahme nur des Uterus, aus soliden Epithelsträngen.

α. Receptaculum seminis.

Das an die Vagina anschließende Receptaculum seminis ist anfänglich ein den Fasern des Parenchyms eingebettetes Epithelrohr, zu dem die Zellen des Parenchyms jedoch in keinerlei besondere Lagebeziehungen treten. Es läuft unter dem Cirrusbeutel durch zuerst nach der männlichen (dorsalen Seite), um sich dann nach der Mitte der gegenüberliegenden Seite zu wenden und in den Keimgang einzumünden (Fig. 6). Mit dem Wachstum des Organs verwischen sich die Zellgrenzen, das Protoplasma nimmt eine schaumige Beschaffenheit an (Fig. 23), die Zellen weichen auseinander und scheiden eine dünne Membran zwischen sich aus. Bei der Füllung des Organs mit Samenfäden dehnt sich diese Membran so sehr, daß die Kerne weit auseinander zu liegen kommen und fast verschwinden (Fig. 22).

β. Keimleiter — Uteringang.

Dem analog entwickeln sich Keimleiter, Befruchtungskanal und Uteringang; auch sie bilden einen von dicht gedrängten Parenchymzellen — den Myoblasten der Ringmuskulatur — umgebenen Epithelstrang, der in seinem Verlaufe den späteren Kanälen entspricht (Fig. 6). Sowohl im Keimleiter als auch im Befruchtungskanal bilden die inneren Epithelzellen nun, ebenso wie auch die letzten Zellen des Receptaculum seminis, an der Oberfläche dünne lange »Cilien« aus, wie sie auch bei andern Cestoden, z. B. bei *Solenophorus* (Roboz, 1882) sowie besonders bei Trematoden (Loos, 1894, S. 201) gefunden und hier auch im lebenden Zustande beobachtet wurden. Auch Scheibel (1895) scheint sie gesehen zu haben, denn er erwähnt im letzten Abschnitt des Oviducts »leistenartige Verdickungen«. Der Verlauf dieser Cilien ist nach dem Receptaculum seminis zu gerichtet (Fig. 20), und ihre Bedeutung liegt wohl darin, daß sie die Samenfäden nur bis zur Einmündungsstelle des Receptaculum seminis in den Keimleiter vordringen lassen, wo sie das ihnen durch die Ringmuskeln entgegengeschobene Ei befruchten. Die dabei nicht verwandten Spermatozoen werden dann durch die ihnen entgegenschlagenden Wimpern verhindert, weiter in den Schluckapparat oder die Schalendrüse vorzudringen, vielmehr wieder ins Receptaculum zurückgedrängt. In lebendem Zustande wurden sie von Loos bei Trematoden beobachtet (1894).

Aus dieser Darstellung geht hervor, daß ich in der Ausdrucksweise Sommer (1874) und Scheibel (kontra Leuckart) folge, indem ich den Keimleiter und den Befruchtungskanal als einheitlichen Gang betrachte, in den das Receptaculum seminis einmündet (vgl. Braun, 1894, S. 1431). Bewogen werde ich dazu durch das verschiedene Aussehen der Epithelzellen, die am Ende des Receptaculums noch dasselbe schaumige Protoplasma wie dessen Wandzellen besitzen, während sie sich allerdings in der Ausbildung von Flimmerhaaren von diesen unterscheiden (vgl. Fig. 20).

γ. Oviduct und Ovar.

Von den bisher betrachteten Kanälen weicht in seiner Entwicklungsweise jedoch der Oviduct ab. Anstatt des echten Epithelrohres, das in seiner regelmäßigen Lagerung so sehr von den übrigen Geweben des Bandwurmes sich unterschied, bemerken wir hier nur, wie einige Parenchymzellen, die durch ihre genäherte Lage enger verbunden zu sein scheinen, um sich herum eine ganz dünne Membran abscheiden, die sie vom übrigen Parenchym sondert (Fig. 5). Dadurch entsteht ein längs der ventralen Seite der Proglottis sich erstreckendes Rohr, ein Vorgang, der ungefähr in der 30. Proglottide hinter dem Kopfe beendet ist.

Bei der weiteren Entwicklung nähert sich ein Teil dieser im Innern liegenden Zellen dem nach der Rindenschicht zu gelegenen Rande; die einzelnen Zellen sammeln mehr Plasma um sich, ihr Kern wird größer, sie schließen sich dichter zusammen, und bilden, indem sie traubenartig hervorsprossen, die Follikel des Ovars (Fig. 17).

Somit steht das Ovar von Anfang an in enger genetischer Beziehung zum Oviducte, ja der Oviduct ist eigentlich nur ein Teil des Ovars selbst, der von dessen erster Anlage sich gesondert erhält, um die Eier wegzuführen. Mit dieser auf *Anoplocephala magna* (Abdgd.) sich beziehenden Darstellung hat die Beschreibung eine große Ähnlichkeit, welche Roboz (1882, S. 281) von *Solenophorus* gibt, wonach hier die Eier aus einem einer Membran der Eiröhre aufliegenden Epithel entstehen; doch kann man bei *Anoplocephala magna* (Abdgd.) nicht mehr von einem echten Epithel in diesem Falle reden.

δ. Dotterstock und Dottergang.

Gehen wir nun zur Entwicklung des Dotterstockes über. Er liegt in der Mitte der ventralen Seite, zwischen den beiden Hälften des Ovars, dem Schluckapparat benachbart, und sendet seinen Ausführgang der Schalendrüse zu. Als erste Anlage bemerkt man auf Sagittalschnitten unterhalb des Schluckapparates eine Anhäufung von Parenchymzellen, die nach der Anlage der Schalendrüse einen Epithelstrang schicken, die Anlage des Ausführganges. Innerhalb und in der Nähe findet man öfters Kalkkörperchen.

Die einzelnen Zellen schließen sich zu kleinen Acini zusammen und beginnen — allerdings erst spät, etwa $2^1/_2$ cm hinter dem Kopfe — mit der Ausbildung des Dottermateriales, das mit Anilinblau und Safranin sich intensiv tingiert. Übrigens muß ich bemerken, daß die paarige Anlage, die Braun (1894, S. 1432) fordert, hier nicht stattfindet.

Der Ausführgang, der ursprünglich ein Epithelstrang gewesen war, weitet sich bald aus, die Zellen flachen sich ab und bilden die Wand einer Ampulle (vgl. Fig. 15), wie sie auch bei andern Bandwürmern, z. B. von *Bothriocephalus latus* durch Sommer und Landois (1872) bekannt ist. Diese dehnt sich mit dem weiteren Wachstum so sehr aus, daß die einzelnen ihrer Wand anliegenden Kerne fast verschwinden (Fig. 18). Dabei tritt die Ampulle in solche Nähe zur Schalendrüse, daß der eigentliche Gang nur ganz klein ist.

ε. Schalendrüse.

Über die Entwicklung der Schalendrüse selbst ist nichts zu bemerken; die sie bildenden Zellen liegen in embryonalen Stadien um den Befruchtungskanal herum und differenzieren sich, ähnlich den die Vesicula seminalis umgebenden Prostatadrüsenzellen zu langen, mit feinen Ausläufern in den Gang mündenden Zellen, deren Kerne im distalen Teile (vom Befruchtungskanal an gerechnet) liegen.

ζ. Uterus.

Mehr Interesse beansprucht dagegen die Entwicklung des Uterus. Dieser entsteht etwas später als die andern Gonoducte, indem seine Ausbildung, entsprechend seiner Funktion, erst vollendet ist, wenn die ersten Eier in ihn übertreten. Als erste Anlage bemerkt man eine Anzahl Parenchymzellen sich in engem Verbande zueinander anordnen; dabei bilden sie jedoch nicht, wie in den andern Organen ein »Epithelrohr«, indem sie gegen das Parenchym nicht abgegrenzt sind (Fig. 10); sie entsprechen in ihrem Aussehen eher den Myoblasten der andern Gänge (z. B. Befruchtungskanal). An ihrer Basis scheiden sie eine feine Membran aus, die sich im weiteren Verlaufe ausweitet, so daß eine Höhlung entsteht (Fig. 10).

Auf Flächenschnitten bemerkt man die Zellen in unregelmäßigen Haufen liegen (Fig. 14). Die ausgeschiedene Membran scheint faserartig differenziert zu sein, wahrscheinlich ist sie auch muskulös. Die Zellhaufen bilden einen breiten, verästelten Strang, der durch den ganzen Körper zieht und entsprechend dem späteren Verlauf Ausbuchtungen überall hin sendet, in denen dann eine Höhlung entsteht. Dabei rücken die oberflächlichen Zellen auseinander, wie wir es nun schon beim Receptaculum seminis und der Ampulle des Dotterstockes gesehen haben, so daß sie in weiterem Abstande voneinander liegen.

Mit dieser Darstellung steht in Widerspruch die Beschreibung von F. SCHMIDT, der bei *Bothriocephalus latus* auch für den Uterus eine innere Epithelschicht (axialer Strang) mit peripher darum gestellten Zellen annimmt. Bei *Anoplocephala magna* (Abdgd.) fehlt dieser axiale Strang, eine Tatsache, die ich in ihrer theoretischen Bedeutung im folgenden Teile näher behandeln werde.

II. Theoretischer Teil.

a. Epithel in Cirrus und Vagina. Cuticulabildung.

Gehen wir nun zur theoretischen Betrachtung der gefundenen Tatsachen über, so ist es vor allem die Entwicklung des Cirrus und der Vagina, die unser Interesse erregt. Wir finden hier im Jugendstadium ein echtes Epithel angelegt, das später durch eine Cuticula ersetzt wird, und es erhebt sich die Frage: Warum wird dieses Epithel überhaupt gebildet? Findet es eine physiologische Verwertung im Körper des Bandwurmes oder degeneriert es nutzlos?

Zur Beantwortung dieser Frage erinnere ich an eine von MONTICELLI (1892) für die die Körperoberfläche der Cestoden bedeckende Cuticula aufgestellte Hypothese; er faßt diese Cuticula nämlich als ein aus einem Syncytium lebender Zellen hervorgegangenes elastisches Gebilde auf, so daß es nahe läge, für die die Geschlechtsgänge auskleidende Cuticula, die ja denselben Bau aufweist, eine ähnliche Entstehung anzunehmen. Trotzdem kann ich dieser Ansicht nicht beipflichten. MONTICELLIS Hypothese entspricht nämlich nicht den Tatsachen; betrachten wir, wie an jungen Proglottiden die Cuticula entsteht, so sehen wir nichts von einer Verschmelzung epithelial angeordneter Zellen, vielmehr können wir hier ganz sicher auf eine Abscheidung von Matrixzellen schließen (Fig. 8). Bei den hervorsprossenden Proglottiden wandern die Zellen aus dem Innern nach der Oberfläche zu hervor, ordnen sich dort epithelartig an und bilden die Cuticula. Auf der einen, nach dem Scolex zu gewandten Seite haben die schon echt epithelial angeordneten Zellen bereits eine dicke, mit Härchen besetzte Cuticula abgeschieden, während auf der andern Seite, wo das Epithel sich erst noch bilden soll, dementsprechend auch die Cuticula noch dünn ist. Auch bei Trematoden hat ROEWER (1906) festgestellt, daß sowohl in den Geschlechtsgängen als auf der Oberfläche zwar ein Epithel angelegt, aber unbenutzt nach außen abgeworfen und an seiner Stelle von darunter liegenden Zellen die Cuticula abgeschieden wird. Daher müssen wir die MONTICELLIsche Hypothese verwerfen, da die

Cuticula auf der Körperoberfläche der Cestoden ebenso wie bei Trematoden ein Abscheidungsprodukt von unter ihr liegenden Zellen ist; das gleiche müssen wir auch für die Geschlechtsgänge der Cestoden annehmen.

Das im Innern der Geschlechtsgänge angelegte Epithel degeneriert, ohne eine Funktion zu haben, ebenso wie bei den Trematoden.

Allerdings weicht es von dem bei diesen stattfindenden Modus ab, indem es nicht nach außen abgestoßen wird, sondern bis zur Basalmembran einsinkt und resorbiert wird. Doch ist dieser Unterschied leicht zu verstehen. Die Geschlechtsgänge legen sich ja bei den Cestoden geschlossen an, so daß die Degenerationsprodukte gar nicht nach außen gelangen könnten. Daher werden sie resorbiert, wie es ja auch sonst beim Tierkörper geschieht, z. B. beim Schwanz der Amphibienlarven.

Wenn aber das angesetzte Epithel keine physiologische Funktion hat, und somit nutzlos ist, so können wir seine Entstehung nur im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes als Atavismus deuten. In allen Gonoducten — mit Ausnahme des Uterus, auf den ich gleich zu sprechen komme — wird ein Epithel angelegt, ebenso wie es bei Trematoden (sowohl in den Gonoducten, als auch auf der Körperoberfläche) von Roewer jüngst festgestellt wurde. Das beweist doch, daß die Ahnen der Cestoden wie der Trematoden ursprünglich auf ihrer Körperoberfläche wie im Innern ihrer Gonoducte ein Epithel besessen haben. Beim Übergang zum Parasitismus mag dieses Epithel durch die Säfte des Wirtes angegriffen worden sein, und an seine Stelle trat die widerstandsfähigere Cuticula, wenigstens an den Stellen, die eben den Verdauungssäften des Wirtes am meisten ausgesetzt waren, nämlich auf der Oberfläche und den dieser benachbarten Gängen. Aber das ursprüngliche Epithel wird durch Vererbung noch angelegt, bei Trematoden, die der Urform noch näher stehen, sowohl auf der Körperoberfläche wie im Innern der Gonoducte, bei Cestoden nur in den Gonoducten.

b. Der Uterus. Homologie mit den Trematoden.

Warum bildet aber der Uterus eine Ausnahme — vom Oviduct sehe ich ab, denn er ist, wie ich zeigte, nur ein Teil des Ovars —, warum, frage ich, wird im Uterus kein Epithel mehr angelegt? Wie mir scheint können wir das, je nach der Auffassung, die wir vom Uterus haben, auf verschiedene Art erklären.

Einmal wir folgen Braun (1894, S. 1442) und fassen ihn als ein Organ auf, das der Rückbildung unterliegt. Dann könnten wir das Ausbleiben des Epithels bei Tänien als eine cänogenetische Neuerung auffassen. Bei den niedriger stehenden Bothriocephaliden würde dann, falls SCHMIDTS (1888) Angabe sich bestätigt, das Epithel noch angelegt.

Anderseits aber könnten wir auch der von LOOS (1892, S. 808) aufgestellten Hypothese, daß der Uterus der Tänien dem LAURERschen Kanal der Trematoden entspreche, in etwas modifizierter Gestalt an der Hand der Entwicklungsgeschichte eine neue Stütze geben. LOOS glaubt nämlich, für die Trematoden und Cestoden folgende Homologie des weiblichen Geschlechtsapparates aufstellen zu müssen, die er aus der Lage der einzelnen Organe erschließt:

Trematoden		Cestoden
Vagina	=	Vagina,
Uterus	=	Receptaculum seminis,
Schalendrüse	=	Schalendrüse,
LAURERscher Kanal	=	Uterus.

Ich glaube nun, daß der LAURERsche Kanal nicht dem ganzen Uterus, sondern nur dem Uteringang der Tänien gleichzusetzen ist. Denn beide werden epithelial angelegt (s. ROEWER, 1906, S. 199).

Der eigentliche Uterus der Tänien würde dann eine Neubildung darstellen, nicht mehr epithelial vorgebildet werden, sondern als eine Höhlung im Bindegewebe entstehen.

Zwar will ich nicht verschweigen, daß GOTO sich gegen LOOS' Hypothese gewandt hat, indem er bestreitet, daß bei Cestoden überhaupt ein Homologon des LAURERschen Kanales vorkomme; ferner haben LÖNNBERG (1897) und GOLDSCHMIDT (1900) die Cestoden von Turbellarien abzuleiten versucht, indem sie die Verwandtschaft mit Trematoden bestritten.

Aber es genüge, hier auf diese Autoren hingewiesen zu haben.

Zu einer definitiven Entscheidung hierüber können wir heute wohl doch noch nicht gelangen — vielleicht liegt sie auch eher in den Händen des Systematikers als des Anatomen. Und so mögen meine Andeutungen mehr als Anregungen und Hypothesen aufgefaßt werden. Vielleicht würde die Entwicklungsgeschichte eines Bothriocephaliden hier Entscheidungen bringen.

Anhang: Zur Ectodermfrage der Cestoden.

Zum Schlusse meiner Arbeit möchte ich noch eine Frage diskutieren, die schon seit langer Zeit die Wissenschaft beschäftigte und gerade im letzten Jahrzehnt wieder oft behandelt wurde, die sogenannte

Epithelfrage (besser Ectodermfrage) der Plathelminthen. Man versteht darunter die Frage nach der Beschaffenheit und dem morphologischen Wert der den Körper der Trematoden und Cestoden bedeckenden Cuticula und der unter ihr gelegenen Zellschicht, der sogenannten Subcuticula. Die Turbellarien, von denen die parasitischen Plathelminthen abstammen, besitzen an ihrer Körperoberfläche ein ectodermales Flimmerepithel, und es wurde nun untersucht, ob die durch den Parasitismus in ihrem Aufbau und ihren Geweben veränderten Trematoden und Cestoden ein diesem ectodermalen Epithel vergleichbares, homologes Gewebe besitzen oder nicht.

Am einfachsten, sollte man meinen, wäre diese Frage durch das Studium der Ontogenie der betreffenden Tiere zu beantworten gewesen. In der Tat versuchten auch die älteren Autoren diesen Weg einzuschlagen. Abgesehen von VAN BENEDEN und MONIEZ, verdient hier besonders SCHAUINSLAND genannt zu werden. Er verglich die Couche albuminogène der Tänien mit der Hüllmembran, die Couche chitinogène mit dem Flimmerkleid der Trematoden- bzw. Bothriocephalenlarven. Er sah in diesen Hüllen das Ectoderm der Plattwürmer, und da sie nicht ins fertige Tier mit herübergenommen wurden, sondern im Laufe der Embryonalentwicklung degenerierten, so behauptete er konsequenterweise auch das Fehlen des Ectoderms bei den Trematoden und Cestoden.

Aber die Befunde, wie ihre Deutung blieben von seiten der Embryologen nicht unwidersprochen.

Einmal bestritt es SAINT-RÉMY überhaupt, daß man bei der Furchung der Plathelminthen von Keimblättern im Sinne der übrigen Tiere reden könne. Seiner Ansicht nach ist die ganze Entwicklung der Eier durch den Parasitismus so sehr modifiziert und abgeändert, daß sie nur noch im entwicklungsmechanischen Sinne zu verstehen ist.

Anderseits wurde es aber von einigen Autoren überhaupt bezweifelt, ob diese Eihüllen wirklich vom Embryo aus ihren Ursprung nähmen. Aus seinen Befunden an dem Trematoden *Zoogonus* wollte es GOLDSCHMIDT (1906) ebenso wie vor ihm BRESSLAU, welcher an Turbellarien seine Studien gemacht hatte, schließen, daß die Hüllmembranen auch der Cestoden durch Zusammenschließen einiger Dotterzellen entständen und also eine nichtembryonale Bildung darstellten. Aber ihre Befunde wurden wieder von SCHUMANN (1905) für Trematoden und von V. JANICKI (1907) für Cestoden bestritten, welche sich im Sinne von SCHAUINSLAND aussprechen, so daß hier Meinung gegen Meinung steht und wir uns noch nicht auf die Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte stützen können. Hier können erst weitere Untersuchungen, besonders der Entwicklungsgeschichte eines Bothriocephalen, Sicherheit bringen.

Daher wenden wir uns nun den Autoren zu, die aus histologischen Gründen die Frage »Ectoderm oder nicht« zu beantworten suchten[1]. Die Methode dieser Forscher war die, daß sie zuerst die Entstehung der Cuticula verfolgten. Nahm diese ihrer Meinung nach aus einem Epithel ihren Ursprung, so schlossen sie, daß dieses Epithel ein Ectoderm sei und beantworteten die Frage im bejahenden Sinne; betrachteten sie dagegen die Cuticula als zum Bindegewebe gehörig, so verneinten sie das Vorhandensein des Ectoderms.

Um dies näher auszuführen, werde ich zuerst die Frage der tatsächlichen Entstehung der Cuticula behandeln und dann im zweiten Teile der Frage nach dem morphologischen Werte der Cuticula und der Subcuticula näher treten.

1. Die Entstehung der Cuticula.

Bei der Beantwortung der Frage nach der Entstehung der Cuticula stehen sich vier Ansichten gegenüber, die an die Namen von SCHNEIDER, MONTICELLI, LOOS und BLOCHMANN geknüpft sind.

Die von SCHNEIDER (1873) zuerst vertretene und dann von LEUCKART (1879, S. 367) gebilligte Ansicht geht dahin, daß in der Cuticula die »strukturlose Grenzschicht der bindegewebigen Grundsubstanz gegeben sei, die sogenannte Basalmembran, wie sie bei andern Plattwürmern, besonders den Planarien, zwischen der Muscularis und dem Hautepithel gefunden wird. Damit leugneten diese Autoren das Vorhandensein eines äußeren Epithels, wie es sonst in der ganzen Tierreihe vorkommt, und so stieß ihre Ansicht auf Widerspruch bei den Autoren.

MONTICELLI (1892, S. 152) nahm dann eine schon früher von E. H. ZIEGLER (1883) u. a. geäußerte Theorie wieder auf, indem er in der Cuticula ein durch Degeneration der Kerne hervorgegangenes lebendes Gewebe syncytialer Natur sieht. Nach seiner Ansicht wurde die Körperoberfläche der Cestoden ursprünglich von einem ectodermalen Epithel bedeckt, in dem aber später die Zellgrenzen verloren gingen, die Kerne degenerierten, so daß eine Art Cuticula entstand, die aber zum Unterschied von einer echten, von Zellen an ihrer Oberfläche ausgeschiedenen Cuticula weich und dehnbar sei und nach MONTICELLIS Ansicht ein lebendes Gewebe darstellt. Monticelli hatte sich bei seiner Theorie hauptsächlich auf Befunde von Kernen in der Cuticula gestützt. Nun setzte die Kritik ein; einmal wies Blochmann darauf hin, daß diese sogenannten Kerne in Wirklichkeit nur Endbläschen von Sinneskörpern seien, und daß gar keine Kerne in der Cuticula der Trematoden und Cestoden vorkämen.

---

[1] Ich beschränke mich nur auf die wichtigste Literatur, hauptsächlich der Cestoden. Die historische Entwicklung findet man in den Werken von BRONN und den neueren Arbeiten von BLOCHMANN und ROEWER auseinandergesetzt.

Anderseits wiesen Brandes und Loos darauf hin, daß in der Wachstumszone der Cestoden die Cuticula neu entstehe und man also erwarten müßte, dort Epithelzellen mit Kernen zu finden, was doch in Wahrheit nicht der Fall sei. So wurde denn auch die Ansicht Monticellis fallen gelassen.

Die dritte Theorie, die A. Loos (1892) aufstellte, suchte die Cuticula als ein Abscheidungsprodukt aufzufassen. Das Körperparenchym solle nämlich einen Stoff bilden, der »äußerlich unsichtbar, an der Oberfläche angelangt, sich in die zähflüssige Cuticularsubstanz verdichtet« (S. 33). Auch diese Theorie konnte sich nicht halten. F. Blochmann wies ganz richtig darauf hin, daß man dann eine der Oberfläche parallele Schichtung der Cuticula erwarten müsse, statt der komplizierten Struktur, die sie so oft in Wirklichkeit zeige; daß ferner die Stacheln der Oberfläche kaum auf diese Art erklärt werden könnten.

Ich komme daher zur letzten Beantwortung unsrer Frage, die zwar schon von Leuckart in der ersten Auflage seines Parasitenwerkes (1863, S. 166) gegeben, aber von ihm später wieder verlassen wurde und deshalb in Vergessenheit geriet. Erst Brandes (1892) wandte sich ihr wieder zu, mit besonderem Nachdruck aber wurde sie von F. Blochmann vertreten (1895, 96) und dann neuerdings von E. H. Ziegler (1905) und Roewer (1906) acceptiert. Auch ich halte sie für richtig. Alle diese Autoren sehen in der Cuticula das Abscheidungsprodukt der unter ihr liegenden epithelial angeordneten Subcuticula. Blochmann tat dies aus theoretischen Gründen. Er ging davon aus, daß nach unsern jetzigen Erfahrungen Cuticulae immer von Epithelien ausgeschieden werden, und suchte daher zu beweisen, daß die subcuticulare Zellenschicht der Cestoden ein echtes Epithel sei. Dies begründete er — abgesehen von seiner Hypothese des Einsinkens der Zellen — mit dem Vorkommen von Nerven- und Drüsenzellen in dieser Schicht, Zellen, die auch sonst nur in Epithelien sich finden sollen.

Diese Gründe halte ich nicht für beweiskräftig. Warum sollen nicht auch im Bindegewebe Nervenzellen oder Drüsen vorkommen können, und warum sollen nicht auch einmal Bindegewebszellen eine Cuticula abscheiden können? Sehen wir doch z. B. auch, daß die Odontoblasten aus dem Bindegewebe sich differenzieren und an ihrer Oberfläche das Dentin abscheiden.

Wenn ich mich aber auch mit BLOCHMANNS theoretischer Auseinandersetzung nicht einverstanden erklären kann, so stimme ich doch insofern mit ihm überein, als ich die Cuticula für ein Absonderungsprodukt der unter ihr liegenden subcuticularen Zellenschicht halte. Die Gründe dafür habe ich schon im ersten Teile meiner Arbeit (s. S. 285) angeführt, ich brauche sie hier daher nur kurz zu wiederholen. An jungen Proglottiden (s. Fig. 8), an denen die Cuticula neu entsteht, wandern aus dem Innren Parenchymzellen hervor und ordnen sich senkrecht zur Oberfläche an. An der dem Scolex zugewandten Seite geht dieser Prozeß schneller vor sich, hier haben sich die Zellen früher geordnet, und dementsprechend ist auch hier die Cuticula schon viel dicker ausgebildet, als auf der andern Seite, wo die epitheliale Stellung noch vermißt wird. Das läßt wohl auf einen Absonderungsprozeß schließen. Und somit glaube ich, daß wir unsre erste Frage »Wie entsteht die Cuticula?« dahin beantworten können: Sie ist ein Absonderungsprodukt der unter ihr liegenden subcuticularen Zellenschicht. Diese stammt aus dem Parenchym, aus dem die Zellen an die Oberfläche gewandert sind und sich epithelartig angeordnet haben.

Damit können wir nun zur Behandlung der zweiten Frage übergehen:

2. Ist die Subcuticula ein Ectoderm oder nicht?

BLOCHMANN nimmt in dieser Frage keine klare Stellung in seinen verschiedenen Arbeiten ein.

In seiner ersten vorläufigen Mitteilung (1895, S. 25) hält er die Subcuticularschicht bestimmt für ectodermaler Herkunft, wie sich aus den Worten ergibt: »Gegen die vergleichend-histologischen Gründe, die mich bestimmen, die Subcuticularschicht als Epithel zu betrachten, können die aus der Embryonalentwicklung hergenommenen Gegengründe nicht ins Gewicht fallen. Denn strikte nachzuweisen, daß das ‚ganze äußere Epithel‘ abgeworfen wird, dürfte schwer fallen. Daß der größte Teil des ectodermalen Epithels verloren geht, kommt auch sonst vor.« Hier also gebraucht BLOCHMANN den Ausdruck »äußeres Epithel« ganz im Sinne wie »ectodermales Epithel«. Trotzdem sagt er aber in seinem ausführlichen Vortrag (1896), nachdem er nachzuweisen versucht hatte, daß den Cestoden ein äußeres Epithel zukomme, folgendes: »Nun glaube ich, daß die hier auseinandergesetzten Ergebnisse der vergleichend-histologischen Untersuchung vollständig genügen, um den beiden Tiergruppen den Besitz eines äußeren Epithels zu sichern. Es wird für zukünftige entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen die Frage nicht mehr lauten: Erhalten Cestoden und Trematoden ein äußeres Epithel oder nicht? sondern: Ist das Epithel der erwachsenen Tiere im Sinne der Keimblätterlehre ein Ectoderm oder nicht?«

Hier sind also »äußeres Epithel« und Ectoderm verschiedene Begriffe.

Aber »seinem Baue nach entspricht es jedenfalls dem Epithel der übrigen Tiere«. Abgesehen aus der Anwesenheit von Drüsenzellen schließt dies Blochmann besonders aus seiner Entstehung. Er glaubte nämlich, daß auf irgend einem Stadium der Entwicklung auf der Oberfläche des Embryo ein Epithel vorhanden sei, das dann durch die Muskellagen hindurchwandere und nach der Oberfläche die Cuticula abscheide. Aber diese Behauptung des Einsinkens von Zellen wurde von keiner Seite mit einer Beobachtung (bei Cestoden wenigstens) gestützt, und auch die vorliegende Arbeit gibt keine Bestätigung. Was Loos und Brandes gegen Monticelli sagten, könnte man auch Blochmann gegenüber einwenden: Man müßte in der Wachstumsperiode der Proglottiden echte Epithelien erwarten und den Prozeß des Einsinkens dort verfolgen können.

Daher glaube ich Blochmanns Ansicht zurückweisen zu dürfen. Die Subcuticularzellen sind kein Epithel, sondern gehen aus dem Parenchym hervor. Daraus ergibt sich die Frage, welchem Keimblatt dieses angehört. Ziegler (1905) glaubt es aus dem Ectoderm ableiten zu dürfen, ich meine umgekehrt, daß es dem mittleren Keimblatte zugerechnet werden muß. Denn aus ihm gehen die Muskeln, Geschlechtsorgane hervor, die auch sonst dem Mesoderm entstammen.

Daher komme ich zum Schlusse, daß auch Subcuticula und Cuticula selbst mesodermale Bildungen und dem ectodermalen Epithel der Turbellarien nicht gleichzusetzen sind. Sie stellen eine Neubildung dar, die in Funktion trat, als das ursprüngliche, ectodermale Epithel beim Übergange zum Parasitismus von den Verdauungssäften des Wirtes angegriffen wurde und der Körper des Wurmes eines neuen Schutzes bedurfte.

München, im Februar 1908.

Zusatz bei der Korrektur:

Während des Druckes dieser Arbeit erschien die Abhandlung von R. Th. Young, The Histogenesis of Cysticercus pisiformis (Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anatomie, Bd. XXVI).

In betreff der Abscheidung der Cuticula vertritt der Verfasser die

Ansicht, daß sie sich aus Fibrillen des Parenchyms durch Zwischenlagerung einer Cementsubstanz bilde, wobei die Subcuticularzellen keine besondere Rolle spielen sollen — eine Ansicht, die ich nicht für ganz richtig halte, da mir die bestimmte Lagerung der Subcuticularzellen dagegen zu sprechen scheint (vgl. S. 285 u. 289). In bezug auf die Epithelfrage dagegen nimmt er die gleiche Stellung gegenüber Blochmann ein und erklärt die Anwesenheit eines Ectoderms für äußerst zweifelhaft.

Literaturverzeichnis.

F. van Beneden, Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Ténias. Archives de Biol. Vol. II. 1881. p. 183.

F. Blochmann, Über freie Nervenendigungen und Sinneszellen bei Bandwürmern. Biolog. Centralblatt. Bd. XV. S. 14. 1895.

— Die Epithelfrage bei Cestoden u. Trematoden. (Vortrag auf der Naturforscherversammlung zu Bonn.) Hamburg, Graefe u. Sillem. 1896.

— Zur Epithelfrage der Cestoden in Zoolog. Anzeiger. Bd. XX. S. 460. 1897.

F. Brandes, Zum feineren Bau der Trematoden. In: Diese Zeitschrift. Bd. LIII. 1892.

M. Braun, Cestodes in Bronns Klassen u. Ordnungen d. Tierreichs. Bd. IV. 1894.

E. Bresslau, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. In: Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. 1904.

L. Cohn, Zur Anatomie der Amphilina foliacea (Rud.). In: Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. S. 367. 1904.

O. Fuhrmann, Beitrag zur Kenntnis der Vogeltänien. Revue Suisse zool. Vol. III. p. 433. 1895. (Zitiert nach Jacobi, 1897.)

— Ein getrenntgeschlechtlicher Cestode. In: Zool. Jahrbücher. Abt. f. Systematik. Bd. XX. 1904.

C. Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. II. 1901.

R. Goldschmidt, Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung der Zoogonus mirus Lss. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat. Bd. XXI. 1905.

— Zur Entwicklungsgeschichte der Echinokokkusköpfchen. In: Zool. Jahrb. f. Anat. XIII. 1900.

Seitaro Goto, Der Laurersche Kanal und die Scheide. Centralbl. für Bakteriologie u. Parasitenkunde. Bd. XIV. S. 797. 1893.

W. Hein, Zur Epithelfrage der Trematoden. In: Diese Zeitschr. Bd. LXXVII. 1904.

Arn. Jacobi, Diploposthe laevis, eine merkwürdige Vogeltänie. In: Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Morphologie. Bd. X. 1897.

Rich. Jander, Die Epithelverhältnisse am Trikladidenpharynx. In: Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Morphologie. Bd. X. 1897.

C. v. Janicki, Über die Embryonalentwicklung von Taenia serrata Goeze. In: Diese Zeitschr. Bd. LXXXVII. 1907.

Z. Kahane, Anatomie von Taenia perfoliata Goeze, als Beitrag zur Kenntnis der Cestoden. In: Diese Zeitschr. Bd. XXXIV. 1880.

A. Kraemer, Beiträge zur Anatomie u. Histologie der Cestoden der Süßwasserfische. Diese Zeitschr. Bd. LIII. 1892.

Rud. Leuckart, Die Parasiten des Menschen. 1. Aufl. 1863. 2. Aufl. 1879—86.

E. Lönnberg, Anatomische Studien über skandinavische Cestoden. Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar. Bd. XXIV. Nr. 6. 1891. (Zitiert nach Braun.)

— Beiträge zur Phylogenie der Plathelminthen. In: Centralbl. f. Bakteriolog. u. Parasitenk. Bd. XXI. S. 674. 1894.

A. Loos, Ist der Laurersche Kanal der Trematoden eine Vagina? Centralblatt f. Bakteriologie u. Parasitenk. Bd. XIII. S. 808. 1892.

— Zur Frage nach der Natur des Körperparenchyms bei den Trematoden. In: Berichte über die Verhandlungen der kgl. sächsischen Ges. d. Wissenschaften zu Leipzig, mathemat.-physikalische Klasse 1893. S. 45.

— Die Distomen unserer Fische und Frösche. In: Bibliotheca zoologica. Heft 16. 1894.

M. Lungwitz, Taenia ovilla Rivolta, ihr anatomischer Bau und die Entwicklung ihrer Geschlechtsorgane. In: Archiv Wissensch. Prakt. Tierheilkunde. Bd. XXI. 1895. (Mir nicht zugänglich, zitiert nach Carus, Zool. Jahresbericht.)

A. Luther, Sind die Gonoducte der Platoden von Excretionsorganen abzuleiten? Zoolog. Anzeiger. Bd. XXIX. S. 409. 1906.

Richard Meyner, Anatomie und Histologie zweier neuer Tänien, Arten des subgenus Bertia. Inauguraldissertation, Leipzig, auch in: Zeitschrift f. Naturwissenschaft. Bd. LXVIII. 1895.

W. Minkert, Mitteilungen zur Histologie der Cestoden I. In: Zoolog. Anzeiger. Bd. XXIX. 1906.

R. Moniez, Mémoire sur les Cestodes I. (Travaux de l'institut zoolog. Lille. Tome III. fasc. 2. Lille.) 1881.

Fr. Sav. Monticelli, Sulla cosidetta subcuticola dei Cestodi in Rendiconto dell' Academia delle Science fisiche e mathematiche di Napoli. Serie 2. vol. VI. Napoli 1892.

Max Rauther, Beiträge zur Kenntnis von Mermis albicans v. Sieb. mit besonderer Berücksichtigung des Haut-Nerven-Muskelsystems. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anatomie. Bd. XXIII. 1907.

G. Saint Rémy, Contributions à l'étude du développement des Cestodes II. Le développement embryonnaire de Taenia serrata Goeze. In: Arch. Parasit. Paris. T. IV. S. 143. 1903.

— Le développement embryonnaire des Cestodes et la théorie des feuillets germinatifs. In: Arch. Parasit. Paris. Tome IV. p, 333.

G. Rindfleisch, Zur Histologie der Cestoden. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. I. 1885.

Z. v. Roboz, Beiträge zur Kenntnis der Cestoden. Diese Zeitschr. Bd. XXXVII. 1882.

C. F. Roewer, Beiträge zur Histogenese von Cercariaeum helicis. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. XLI. 1906. S. 185.

H. Sabussow, Zur Histologie der Geschlechtsorgane von Triaenophorus nodulosus Rud. In: Biolog. Centralblatt. Bd. XVIII. 1898.

H. Schauinsland, a. Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XIX. N. F. 12. 1885. S. 520.

— b. Über die Körperschichten u. deren Entwicklung bei den Plattwürmern. (Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morpholog. u. Physiolog.) München. Bd. II. S. 7—10.

A. Scheibel, Der Bau der Taenia magna Abildgaard (= Taenia plicata Zeder), ein Beitrag zur Kenntnis der Pferdetänien. Inaugural-Dissertation Gießen 1895. Druck von M. Ech; Frankfurt am Main.

F. Schmidt, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane einiger Cestoden. Diese Zeitschr. Bd. XLVI. 1888.

Schneider, Untersuchungen über Plathelminthen, vierzehnter Bericht d. oberhess. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde 1873. (Mir nicht zugänglich.)

W. Schumann, Über die Eibildung u. Embryonalentwicklung von Fasciola hepatica L. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat. Bd. XXI. 1905. S. 571.

Ferd. Sommer, Über den Bau u. die Entwicklung der Geschlechtsorgane von Taenia mediocannellata (Küchenmeister) u. Taenia solium (Linné). In: Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.

K. Wolffhügel, Beitrag zur Kenntnis der Vogelhelminthen, Inaugural-Dissertation d. Universität Basel. 1900.

E. Zernecke, Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. In: Zoolog. Jahrbücher. Bd. IX. 1896.

H. E. Ziegler, Bucephalus u. Gasterostomum. In: Diese Zeitschr. XXXIX. Bd. 1883.

— Das Ektoderm der Plathelminthen. In: Verhandlungen d. deutschen zool. Gesellschaft auf der 15. Versammlung zu Breslau. 1905.

N. Zograf, Les cestodes offrent-ils des Tissus ectodérmiques? In: Archives de Zoologie expérimentale et générale. 2. Série. Tome X. 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

Bk, Befruchtungskanal;
cr, Cirrus;
crb, Cirrusbeutel;
Dst, Dotterstock;
dt, Dottergang;
Kl, Keimleiter;
Mb, Myoblast;
od, Oviduct;
rs, Receptaculum seminis;
ut, Uterus;
vg, Vagina.

Tafel VIII und IX.

Die Figuren sind mit dem Zeichenapparat — Papier auf der Tischplatte — entworfen.

Fig. 1. Frontaler Längsschnitt durch Vagina- und Cirrusanlage. Im Cirrus schon die Cuticula, in der Vagina noch Kerne. Basalmembran, Muskulatur

des Cirrusbeutels. Genitalcloake nach außen noch nicht geöffnet. Obj. 7. Oc. 1. Aus zwei aufeinanderfolgenden Schnitten kombiniert. Färbung nach MALLORY.

Fig. 2. Sagittaler Querschnitt durch die Anlage von Cirrus und Vagina. Obj. 7. Oc. 2. Papier in Objekttischhöhe; Hämatoxylin — Eosin.

Fig. 3. Querschnitt durch das Epithelsäckchen der Geschlechtscloake. Obj. 7. Oc. 1. Hämatoxylin — Eosin.

Fig. 4. Längsschnitt durch den Klappenventilapparat im Cirrus. Oc. 4. LEITZ homog. Immersion 2 mm. MALLORY.

Fig. 5. Anlage des Oviducts und des Ovar. Immersion 2 mm. Oc. 4. MALLORY.

Fig. 6. Anlage von Keimleiter, Uteringang und Receptaculum seminis. Obj. 7. Oc. 2. Objekttischhöhe. MALLROY.

Fig. 7 Epithelrohr von Cirrus u. Vagina. Cirrusmuskulatur Obj. 7. Oc. 2. Hämatoxylin-Eosin.

Fig. 8. Schnitt durch eine hinter dem Kopfe hervorsprossende Proglottide.

Fig. 9. Querschnitt durch die erste Anlage von Cirrus u. Vagina. Obj. 2 mm. Immers. Oc. 4. Hämatoxylin-Eosin.

Fig. 10. Schnitt durch die Anlage des Uterus. Hämatoxylin-Eosin. Obj. 7. Oc. 0.

Fig. 11—13. Entstehung der Cuticula und Verschwinden des inneren Epithels, dargestellt an der Vagina. ZEISS homog. Immersion 1,5. Oc. 4. MALLORY.

Fig. 14. Flächenschnitt durch den Uterus. Obj. 7. Oc. 0. Nissl-Safranin.

Fig. 15. Epitheliale Anlage des Dotterganges. Obj. 7. Oc. 0. Nissl-Safranin.

Fig. 16. Prostatadrüsenzellen, außerdem eine Epithelzelle erhalten. Nissl-Safranin. Obj. 2 mm. Immersion. Oc. 4.

Fig. 17. Entstehung des Ovars. Obj. 7. Oc. 0. MALLORY.

Fig. 18. Epithel der ausgebildeten Dotterampulle. Obj. 1/18. Immersion. Oc. 2. Nissl-Safranin.

Fig. 19. Zwei Myoblasten der Cirrusbeutelmuskulatur. Obj. 1/18. Immersion. Oc. 0. Methylenblau-Safranin.

Fig. 20. Schnitt durch den ausgebildeten Keimleiter. Cilien! Obj. 7. Oc. 0. Objekttischhöhe. NISSL-Safranin.

Fig. 21. Querschnitt durch die Vesicula seminalis-Anlage mit den Prostatadrüsenzellen. Receptaculum seminis. Hämatoxylin-Eosin. Obj. 7. Oc. 4.

Fig. 22. Wand eines prall mit Sperma gefüllten Receptaculum seminis. Immersion 2 mm. Oc. 4. NISSL-Safranin.

Fig. 23. Wand eines leeren Rec. seminis. Immersion 2 mm. Oc. 0. NISSL-Safranin.

Fig. 24. Anlage eines Vas efferens. Obj. 1/18. Immersion Oc. 0. MALLORY.

Über den feineren Bau und die Entwicklung der Spermien von Planaria lactea O. F. Müller.

Von

Dr. med. **Johann Hammerschmidt**
(Linz).

(Aus dem zoologisch-zootomischen Institut zu Graz.)

Mit Tafel X.

Angeregt wurden die Untersuchungen, über deren Ergebnis ich nachstehend berichte, durch die Arbeit von E. BALLOWITZ: Über den feineren Bau der eigenartigen, aus drei freien dimorphen Fasern bestehenden Spermien der Turbellarien[1].

Wenn ich auch die Befunde, die BALLOWITZ an reifen Spermien der von ihm untersuchten Art, *Dendrocoelum punctatum* Pall., in vielen Punkten bestätigen kann, so komme ich doch bezüglich des feineren Baues, vor allem aber bezüglich der Abstammung und der Wertigkeit der einzelnen Teile des Spermiums, zu völlig abweichenden Resultaten.

Als Material für meine Untersuchungen diente mir die Triclade *Planaria lactea* O. F. Müller (*Dendrocoelum lacteum* Oe.), die in der Nähe meines Wohnsitzes, namentlich in den toten Donauarmen bei Steyregg, in großer Menge vorkommt.

Ich habe anfangs genau die von BALLOWITZ angegebene Technik — Maceration der Spermien in physiologischer Kochsalzlösung nach Eröffnung des lebenden Tieres mit der Schere, Fixierung der damit beschickten Deckgläser über Dämpfen von Osmiumsäure, Färbung mit wässeriger Gentianaviolettlösung — verwendet, dann aber die Färbung in der später zu schildernden Weise verändert.

Wenn man nun in ersterer Art gefärbte Präparate mit stärkeren Vergrößerungen untersucht (ich habe LEITZ homogene Immersion 1/12, numer. Ap. 1,30, Ocular III verwendet), so kann man an günstigen

---

[1] Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. LXXI. Heft 1. 1907.

Stellen isolierte, schön ausgebreitete reife Spermien sehen, welche den von Ballowitz geschilderten Habitus aufweisen.

Man erkennt deutlich (Taf. X, Fig. 1) eine stärker tingierte Hauptfaser, die an beiden Enden zugespitzt ist, und von der, nahe ihrem einen Ende, zwei lange, vielfach gewundene, feine Nebenfasern abgehen. Ich möchte, um Mißverständnisse zu vermeiden, für den Ausdruck »Hauptfaser« (Ballowitz) den Ausdruck »Körper des Spermiums« und für »Nebenfaser« das Wort »Geißel« weiterhin in dieser Arbeit gebrauchen. An diesem Körper also kann ich, ebensowenig wie Ballowitz, irgend ein deutlich abgesetztes Endstück bemerken, auch die Abgangsstelle der Geißeln zeigt keine besondere Struktur, vor allem keinen besonderen Anheftungsapparat. An einem besonders günstig liegenden Spermium konnte die Gesamtlänge des Körpers von Ende zu Ende mit 0,1203 mm, die Länge jeder Geißel mit 0,128 mm (somit bedeutend mehr als Ballowitz angibt, der bei seinem Objekt eine Geißellänge von 0,04—0,08 mm fand) und endlich die Länge des kurzen, über den Abgang der Geißeln hinausragenden Teiles des Körpers, von Ballowitz als »Spitze« bezeichnet (*s* in Fig. 1), mit 0,0025 mm festgestellt werden. Der Beginn dieser »Spitze« läßt sich aber nur willkürlich durch den Abgang der Geißeln bestimmen, da sie, abgesehen davon, ohne besondere Grenze in den sich allmählich verbreiternden Körper übergeht. Wenn Ballowitz behauptet, daß die Geißeln erstaunlich fest an dem Körper haften, so kann ich diesen Befund nicht ganz bestätigen, da man sehr häufig Körper von Spermien ohne Geißeln, aber sonst unversehrt, zu Gesichte bekommt, in deren Nähe dann, durch ihre Lage unzweifelhaft zu diesen Spermien gehörig, die beiden Geißeln zu finden sind. Daß sich die beiden Geißeln mit Gentianaviolett schwächer färben als der Körper, ist richtig, doch ist daran nicht nur ihre Dünnheit allein schuld, wie Ballowitz meint, sondern das hat noch einen andern Grund, von dem später die Rede sein wird.

Die Befunde ferner, die Ballowitz über die Auffaserung der Geißeln in feine Fibrillenbündel und feinste Fibrillen gemacht hat, sind durchaus zu bestätigen; auch kann man an besonders günstig gefärbten Präparaten feststellen, daß der Körper des Spermiums aus zwei Fasern besteht, einer sich mit Gentianaviolett intensiver färbenden, die in ihrem Verlaufe stellenweise kurze wellenförmige Einbiegungen zeigt (Fig. 1), und einer zweiten, sich nur blaß färbenden geradegestreckten Faser, die sich in ihrem Verlaufe, ebenso wie die Geißeln, häufig in feine Fäserchen auflöst, welche sich aber gegen das Ende der Faser zu immer wieder vereinigen.

So viel läßt sich an den mit Gentianaviolett gefärbten Präparaten feststellen, und so weit finde ich auch meine Befunde in Übereinstimmung mit denen von BALLOWITZ.

Um mir nun einen Einblick in die Verhältnisse der beiden geschilderten Fasern zueinander zu verschaffen, versuchte ich eine andre Färbung, und zwar zunächst die heutzutage in der Malariaforschung allgemein gebräuchliche Methode der ROMANOWSKY-Färbung mit Methylenazur, bzw. deren Modifikation nach GIEMSA. Ich habe diese Färbung deshalb gewählt, da man sie ja geradezu als Reaktion auf Chromatin bezeichnen kann, welches sich dabei leuchtend rot färbt, während das Cytoplasma und seine Abkömmlinge blau tingiert werden, und es mir hauptsächlich darauf ankam, festzustellen, in welche Partie des reifen Spermiums das Chromatin des Kernes der Spermatide übergehe. Die Färbung wurde in der Weise angewendet, daß die Präparate in der Art, wie oben geschildert, fixiert wurden, worauf sie etwa eine halbe Stunde in der verdünnten käuflichen GIEMSA-Lösung (je ein Tropfen Farbe auf 1 ccm destillierten Wassers) blieben. Auf diese Weise färben sich die Spermien sehr schön, ohne sich jemals zu überfärben, und zeigen eine Menge Details, die mit einfacher Gentianaviolettfärbung nicht zu sehen sind.

Vor allem kann man feststellen (Fig. 2), daß der Körper jedes Spermiums tatsächlich aus zwei voneinander wohl differenzierten Anteilen besteht, und zwar aus einer dicken, sich leuchtend rot färbenden Faser und aus einer zweiten, der ersteren größtenteils enge anliegenden, die sich blaß blau tingiert. Die rote Faser zeigt in der Regel streckenweise in ihrem Verlauf eine Menge von kleinen zierlichen Windungen, wird jedoch auch in völlig gestrecktem Zustand von der sich niemals derartig aufrollenden blauen Faser an beiden Enden überragt, so daß die vorragenden Spitzen des Spermienkörpers allein von der spitz zulaufenden blauen Faser gebildet werden. Auch die rote Faser spitzt sich an den beiden Enden zu, endet jedoch beiderseits innerhalb des Bereiches der blauen Faser (Fig. 2). Die blaue Faser, und zwar nur diese allein im Gegensatz zu den Befunden BALLOWTZ', läßt auf der einen Seite nahe ihrem Ende die beiden ebenfalls leicht blau gefärbten feinen Geißeln abgehen. Hie und da zerfällt die blaue Faser in ihrem Verlaufe in Fibrillen, die sich jedoch gegen das Ende hin wieder vereinigen, doch konnte ich niemals, auch an scheinbar stark macerierten Spermien nicht, eine Auffaserung des sich rot färbenden Anteiles feststellen, er zerfällt oder zerbröckelt, aber er fasert sich niemals auf.

BALLOWITZ betont, »daß er weder an der Spitze noch sonst an einem Teile des Spermiums eine deutliche Chromatinreaktion habe hervorrufen können«. Nach meinen Präparaten muß wohl der ganze, sich rot färbende Anteil des Spermienkörpers als Chromatinbestandteil, die blaßblaue Faser hingegen mit den Geißeln als Plasmaabkömmling angesprochen werden. Diese Vermutung wird jedoch zur Gewißheit, wenn man die Entwicklung dieser Spermien aus den Spermatiden verfolgen kann, wozu ich an den meisten meiner Präparate Gelegenheit hatte.

Man sieht stellenweise (Fig. 3) Gruppen von Spermatiden liegen, deren einzelne Zellen, sich kreisförmig um ein gemeinsames Centrum ordnend, in den Ausstrichpräparaten noch ihren ursprünglichen Zusammenhang bewahren. Im Innern dieser Zellen, und zwar distal angeordnet, kann man den intensiv rot gefärbten Kern von rundlicher oder etwas ovaler Form erkennen und um ihn herum, gleichmäßig blau gefärbt, das Cytoplasma. Auf einem gewissen Stadium der Entwicklung sieht man (Fig. 4), wie fast gleichzeitig an allen Spermatiden, die sich inzwischen etwas in die Länge gestreckt haben, an der dem Centrum abgewendeten Fläche jeder Zelle an einem Punkte je zwei feine, sich blau färbende Fäden aus dem Plasma der Spermatide hervorsprießen, die sich mit den Fasern der benachbarten Zellen meist zu einem dichten Geflecht verfilzen. Fig. 5 zeigt eine derartige Spermatide frei isoliert; man kann deutlich erkennen, daß der zu dieser Zeit noch runde Kern keinen Anteil an der Bildung dieser Fäden, der späteren Geißeln, hat, doch konnte ich mit dieser Färbung und der angewendeten Vergrößerung auch keinerlei andres Gebilde an der Ursprungstelle der Geißeln auffinden.

Weiterhin erkennt man (Fig. 6), wie sich das Cytoplasma am Abgang der Geißeln samt diesen allmählich in eine Spitze auszieht, so daß die Geißeln wie auf einem Stiel der Zelle aufsitzen. Schon auf diesem Stadium verändert der bisher rundliche Kern seine Form, er wird mehr oval, zieht sich allmählich in die Länge und nimmt eine Spindelform an (Fig. 6). Mit dem distalen Ende dieser Spindel reicht er in den erwähnten Plasmafortsatz hinein. Im Laufe der weiteren Entwicklung streckt sich nun der Plasmafortsatz mit den aufsitzenden Geißeln und in ihm auch der immer länger werdende Kern. Derartige Formen finden sich ungemein häufig; Fig. 7 zeigt ein einzelnes derartiges Gebilde, Fig. 8 eine Gruppe von solchen, noch in ihrem natürlichen Zusammenhang. Das eine Ende dieser unreifen Spermien läßt bereits dieselbe Form erkennen wie das Geißelende der reifen Spermien, es besteht aus einer sich blau färbenden Faser, die nahe ihrem Ende die beiden sich ebenfalls blau färbenden, feinen Geißeln seitlich abgehen läßt; proximal von der Anheftungsstelle beginnt die auf dieser Seite spitz zulaufende rote Faser, welche weiterhin parallel mit der blauen Faser gegen das Centrum der Gruppe der Spermatiden hin zieht, am centralen Ende noch verdickt und von einer sich blau färbenden Haube, dem Reste des Cytoplasmas, bedeckt ist (Fig. 8). Von diesem Stadium bis zu dem schon geschilderten reifen Spermium lassen sich alle weiteren Stadien verfolgen (Fig. 9). Die fernere Entwicklung besteht einfach darin, daß sich die beiden Teile des Spermienkörpers in die Länge strecken, die rote Faser sich auch am andern Ende zuspitzt, und die haubenförmigen Reste des Cytoplasmas der Spermatide allmählich in die blaue Faser übergehen.

Aus diesen Befunden geht somit unzweifelhaft hervor, daß der sich rot färbende Anteil des Spermienkörpers als Abkömmling des Kernes der Spermatide zu betrachten ist und somit dem »Kopf« andrer Spermien entspricht, worauf ja übrigens schon seine deutliche Chromatinreaktion hindeutete, während das Cytoplasma der Spermatide in die blaue Faser samt den beiden Geißeln übergeht. Der Kern der Spermatide geht somit für das reife Spermium nicht verloren, sondern wandelt sich in einen Teil seines Körpers um, entsprechend der »sich intensiver färbenden Randfaser« nach Ballowitz. Man kann ferner mit Rücksicht auf die geschilderte Entwicklung in weiterer Analogie mit den Spermien andrer Tiere auch hier von »Kopf« und »Schwanz« sprechen, welch letzterer Teil bei unsern Tieren durch das kurze Stück vom Ansatzpunkt der Geißeln bis zum Ende des Spermiums (also der oben erwähnten »Spitze«) plus den beiden Geißeln repräsentiert wird.

Hier muß ich noch einer Form von Spermien Erwähnung tun, die man sowohl an Präparaten, die mit Gentianaviolett, als auch an solchen, die nach Giemsa gefärbt sind, häufig zu Gesicht bekommt. Fig. 10 zeigt eine derartige Form. Man sieht den rot gefärbten Kopf des Spermiums, doch ist dieser an dem einen Ende nicht, wie sonst, zugespitzt, sondern verdickt und macht stellenweise direkt den Eindruck hochgradiger Schrumpfung. Über diesem verdickten Kopfende sieht man eine blaßblau gefärbte Schlinge vorragen, die mit ihren beiden Enden ohne Grenze in den Körper des Spermiums übergeht. Ich glaubte anfangs, in diesen blauen Schleifen Reste des Cytoplasmas vor mir zu haben, und suchte lange vergebens nach den fehlenden Übergangsformen zu den oben geschilderten Entwicklungsstadien. An besonders günstigen Stellen, wie eine solche Fig. 10 zeigt, konnte man jedoch erkennen, daß diese Schlinge nichts andres ist, als der sich blau färbende

Anteil des Spermienkörpers, der in seiner natürlichen Lage gegenüber dem Kopfe verschoben erscheint, und wahrscheinlich durch forcierte Geißelbewegungen in den letzten Lebensmomenten in diese etwas absonderliche Stellung gebracht wurde, um so fixiert zu werden. Ich habe diesen Befund nur deshalb erwähnt, da man sehr häufig derartig geformte Spermien zu Gesichte bekommt, die leicht zu Mißdeutungen Anlaß geben können.

Am Schlusse seiner Arbeit erwähnt BALLOWITZ die Abhandlung BÖHMIGS[1]: Tricladenstudien, I. *Tricladida maricola* und meint, daß seine Befunde an reifen Spermien mit denen BÖHMIGS nicht in Einklang zu bringen seien. BÖHMIG fand an Schnittpräparaten von *Sabussowia* und *Procerodes*, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren, in den Spermatiden einen Kern und anfangs zwei, später ein Centrosoma; von letzterem wuchs im Laufe der Entwicklung, während der Kern sich in die Länge streckte, ein feiner Faden aus (»Achsenfaden«). Neben diesem Achsenfaden sah BÖHMIG ein zweites fädiges Gebilde rein cytoplasmatischer Herkunft. Ich konnte nun zunächst an Schnittpräparaten, die ich mir von *Planaria lactea* herstellte und mit Eisenhämatoxylin färbte, diese Befunde BÖHMIGS bestätigen. Man kann deutlich den sich allmählich in die Länge streckenden Kern erkennen, sieht distal von dem Kern an günstig gefärbten Stellen ein kleines, offenbar dem Centrosom entsprechendes, körniges Gebilde und bald auch, von letzterem ausgehend, einen kurzen Faden. Die weitere Ausbildung der Spermien ist auf solchen Schnittpräparaten wegen des vielfach gewundenen Verlaufes der Fasern nicht zu erkennen. Ich glaube nun, daß diese Befunde mit meinen früher geschilderten keineswegs in Widerspruch stehen. Man braucht nur anzunehmen, daß die beiden Geißeln auf den ersten Entwicklungsstadien in den mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnittpräparaten miteinander verklebt sind, was ja bei der vorausgegangenen eingreifenden Behandlung gewiß leicht denkbar ist, und daß dann dieses Gebilde als Achsenfaden imponiert, so wird man eine starke Übereinstimmung der Bilder, wie sie BÖHMIGS Arbeit in Taf. XV, Fig. 1 *d* und die Fig. 5 meiner Tafel zeigt, feststellen können. Der von BÖHMIG beschriebene zweite protoplasmatische Faden dürfte einer darunter oder daneben gelegenen Zelle angehört haben, wie ja überhaupt in dem Gewirre von Fäden und Zellen in derartigen Schnittpräparaten die Feststellung des Ursprunges einer Faser meist zu den Unmöglichkeiten gehört. Von einem Centrosom ist allerdings an meinen Giemsa-Präparaten nichts zu sehen, es ist offenbar der von mir angewendeten Färbung nicht zugänglich; man müßte es sich an der Ursprungsstelle der Geißeln liegend denken, was auch ganz gut der theoretischen Erwägung entsprechen würde, daß ja nicht nur bei Protozoen, sondern auch in Metazoenzellen die Locomotionsorgane (Geißeln, Cilien) vielfach von dem Centrosom ihren Ursprung nehmen.

---

[1] Diese Zeitschr. Bd. LXXXI. Heft 2 u. 3. 1906.

Wenn man nun nach Waldeyer an den Spermien andrer Tiere die Partie zwischen dem vorderen und dem hinteren Centrosom als »Hals« des Spermiums bezeichnet, so kann, in Analogie dazu, an den reifen Spermien von *Planaria lactea* der Teil, der zwischen dem Ende des Kopfes und dem Beginn des Schwanzes, also dem Ansatzpunkt der Geißeln liegt (*c* in Fig. 2), ebenfalls Anspruch auf die Bezeichnung »Hals« erheben, da es ja durch die Arbeiten Luthers[1] und Böhmigs[2] wahrscheinlich gemacht ist, daß noch ein vorderes Centrosom existiert.

Ich glaube somit, durch vorstehende Untersuchungen zur Genüge klar dargetan zu haben, daß auch die anscheinend so absonderlich gebauten Spermien dieser Turbellarienformen den Spermien andrer Tiere anatomisch homologe Gebilde darstellen, da wir auch an ihnen einen aus dem Kern der Spermatide hervorgehenden, chromatinreichen »Kopf«, einen aus dem Cytoplasma entstehenden »Schwanz« und vielleicht noch als dritten charakteristischen Anteil einen »Hals« erkennen können. Alle diese Gebilde sind nur hier durch ihre besonders auffälligen Längenverhältnisse, den außerordentlich langen Kopf und den verhältnismäßig kurzen Schwanz, der als Ersatz die langen Geißeln trägt, ausgezeichnet und bedingen dadurch die abweichende Gestalt dieser Spermien.

Graz, im Februar 1908.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel X.

Alle Figuren beziehen sich auf *Planaria lactea* O. F. Müller (*Dendrocoelum lacteum* Oe.) und sind Ausstrichpräparaten entnommen.

Fig. 1. Reifes Spermium. Osmiums., Gentianaviolett. *s*, Spitze des Spermiums.

Fig. 2. Dasselbe. Osmiums., Giemsa. *c*, Halsteil.

Fig. 3—9. Spermatiden in verschiedenen Stadien der Entwicklung. Kernteil rot, Cytoplasma blau. Fixierung u. Färbung wie in 2.

Fig. 10. Deformiertes reifes Spermium. Fixierung und Färbung wie in 2.

---

[1] A. Luther, Die Eumesostominen. Diese Zeitschr. Bd. LXXVII. Heft 1 u. 2. 1904. [2] Böhmig, loc. cit.

Die Drüsengebilde der Ophiuren.

Von

Dr. August Reichensperger.

(Aus dem zoologischen und vergl.-anatomischen Institut der Univers. Bonn.)

Mit Tafel XI, XII und 5 Figuren im Text.

Einleitung.

Wenn wir im folgenden die Drüsen der Schlangensterne einer eingehenden Untersuchung unterziehen, so geschieht dies, um der Lösung zweier Probleme näher zu treten. — Es handelt sich einmal um die Frage, auf welche Weise das Leuchten verschiedener Arten hervorgerufen wird, und ferner darum, eine in etwas befriedigende Erklärung zu finden für die Locomotion, speziell für die Kletterfähigkeit vieler Ophiuren.

Über die Drüsen der Asteriden und Echiniden liegen mehrere Arbeiten vor; CUÉNOT, HAMANN, BARTHELS untersuchten dieselben. Bei den Ophiuren sind Drüsen hisher nicht gefunden, mit alleiniger Ausnahme des Genus *Ophiomastix*. Hier stellte HAMANN, 1889, S. 29, und 1900, S. 787, im Epithel der seltsamen Keulenstacheln Drüsen fest, deren Vorhandensein LUDWIG bestätigte. Es wäre nun merkwürdig, wenn bei unsern Tieren, von denen gar manche reichlich Secret produzieren — ich erinnere nur an die schlüpfrige *Ophiomyxa pentagona* —, im übrigen keine Drüsenzellen vorkommen sollten, während doch die nahe verwandten Klassen vielfach überreich mit solchen epidermoidalen Bildungen ausgestattet sind.

Während meines Aufenthaltes an der zoologischen Station zu Neapel im Winter 1906 ging mein Bestreben dahin, möglichst viele Arten im Mittelmeer heimischer Schlangensterne zu untersuchen, teils lebend, teils an auf mannigfaltigste Weise konserviertem Material. Am zoologischen Institut zu Bonn wurden die Untersuchungen fortgesetzt. Herr Geheimrat LUDWIG stellte mir dort eine Reihe weiterer

Ophiuren zur Verfügung, welche die Verallgemeinerung einiger Resultate möglich machten. Dazu kamen noch mehrere von mir in früherer Zeit gesammelte Schlangensterne, so daß im ganzen 20 Arten aus den verschiedensten Familien bearbeitet werden konten. Eine kurze Übersicht derselben sei hier gegeben, und zwar in der Reihenfolge, wie sie im System der Ophiuroidea von Meissner in »Bronns Klassen und Ordnungen«, Bd. II, 3. Abt. Echinodermen, S. 911 aufgeführt sind. Untersucht wurden folgende Arten:

Ordo I. Zygophiurae.

1. Fam.: Ophiodermatidae.
Ophioderma januarii Ltk., — *lacertosum* (Lm.).

2. Fam.: Ophiolepididae.
Ophiomusium spec.; *Ophiura ciliata* (Retz), — *tumulosa* Ltk. Mrtsn.

3. Fam.: Amphiuridae.
Ophiopholis aculeata (L.); *Ophiactis virens* Sars; *Amphiura chiajei* Forb., — *filiformis* (Müll.), — *squamata* (Chiaje). *Ophiocnida brachiata* (Mont.); *Ophiopsila annulosa* (Sars), — *aranea* Forb.

6. Fam.: Ophioconidae.
Ophiocoma nigra (Abildg.), — *scolopendrina* (Lm.); *Ophiomastix annulosa* Lm.

7. Fam.: Ophiotrichidae.
Ophiothrix echinata (Chiaje), — *fragilis* (Abildg.).

Ordo II. Streptophiurae.

8. Fam.: Ophiomyxidae.
Ophiomyxa pentagona (Lm.).

Ordo III. Cladophiurae.

9. Fam.: Astrophytidae.
Gorgonocephalus arborescens (M. T.).

Unter den aufgezählten Arten befinden sich mehrere mit starkem Luminescenzvermögen, die ich im ersten Teil der Abhandlung besprechen möchte. Es sind dies die beiden Ophiopsilen, *annulosa* und *aranea*, sowie zwei Amphiuren, nämlich *filiformis* und *squamata*. Von letzterer ist die Tatsache des Leuchtens am längsten bekannt; Viviani hat sie 1805 an seiner *Asterias noctiluca*, unsrer *Amphiura squamata* festgestellt. Das Leuchten der *Ophiopsila aranea* beobachtete zuerst

Grube 1864, das von *annulosa* Lo Bianco 1899, und endlich stellte Mangold 1907, S. 625, das Phosphoreszieren von *Amphiura filiformis* fest. Diesem letzteren, der mit mir gleichzeitig im Winter 1906 an der zoologischen Station zu Neapel arbeitete, verdanken wir die genaue Angabe der phosphoreszierenden Stellen an den einzelnen Arten. Tatsächlich wird die Luminescenz durch chemische oder mechanische Reize stets nur an genau begrenzten Teilen der Tiere ausgelöst, so daß es nahe liegen mußte, das Vorhandensein ausgesprochener Leuchtorgane anzunehmen. Während der Niederschrift der folgenden Arbeit erschien in dieser Zeitschr. Bd. LXXXVIII, Heft 3, eine Untersuchung von Fräulein Sterzinger (Innsbruck) über das Leuchtvermögen von *Amphiura squamata*, auf die ich weiter unten ausführlich zurückkommen werde.

Bei der Durcharbeitung meiner Präparate stellte ich in den Tentakeln vieler Arten eigentümliche Drüsen fest — Secret wurde auch von Fräulein Sterzinger gefunden —, die geeignet sind, neues Licht auf die Funktion dieser Organe zu werfen. Ich werde im zweiten Hauptteil der Arbeit darüber berichten. — Daran anschließend beabsichtige ich die Drüsen der *Ophiomyxa*-Arten zu besprechen, die einen abweichenden Typus zeigen.

Unterlassen möchte ich nicht, an dieser Stelle Herrn Geheimrat Ludwig meinen besten Dank für die Überlassung eines reichen und seltenen Ophiurenmaterials abzustatten. Herrn Dr. Mangold bin ich für manche Leuchtdemonstration in Neapel zu besonderem Dank verpflichtet.

Technisches.

Soweit Untersuchungen am lebenden Objekt in Frage kamen, betäubte ich die Tiere nach Vorschrift von Östergren, Zeitschr. für wissensch. Mikroskopie, Bd. XIX, S. 300, mit Ätherwasser. Sie strecken dann die Tentakel weit aus, so daß ein bequemes Arbeiten unter der Lupe, sowie günstige Orientierung einzubettender Objekte ermöglicht wird. Als Fixierungsmittel bediente ich mich mit bestem Erfolge heißen oder kalten Sublimats — konzentrierte Lösung —, sowie des Sublimatalkohols. Auch ein sehr langes Verweilen in diesen Flüssigkeiten bringt den Objekten keinen Schaden, falls nachher das Auswaschen unter Zusatz von Jodjodkalium sorgfältig geschieht. Flemmingsche und Hermannsche Lösung sind nur in seltenen Fällen mit sicherem Resultat anwendbar; man läuft bei ihnen Gefahr, daß eine zu plötzliche

Entkalkung und damit Zerreißung der Gewebe eintritt; die Objekte schwimmen oben und fixieren sich nur teilweise und schlecht. Alkohol allein bewährt sich gut bei ganz kleinen Objekten, dann aber nur dergestalt, daß man, mit 35 bis 40%igem Alkohol beginnend, allmählich in stärkeren bis endlich in 80%igen überführt und in letzterem beläßt.

Besonderen Wert mußte ich dem Entkalken beimessen, da es mir darauf ankam, stark verkalkte Stacheln und größere Armabschnitte sowie ganze Scheiben in möglichst dünne Schnittserien zu zerlegen. Ich wandte die von mir etwas modifizierte Roussausche Celloidinmethode an, die ich in einer früheren Arbeit 1908 a, S. 174, bereits beschrieb. Sie lieferte stets brauchbare Resultate.

Da ich annahm, es werde sich hauptsächlich um Drüsen oder ähnliche Gebilde handeln, so machte ich zu Färbungszwecken vornehmlich Gebrauch von Paul Mayers Mucikarmin, Muchämatin und endlich Thionin, welch letzteren ich mich schon früher bei Echinodermen mit gutem Erfolg bediente. Dieses bewährte sich auch hier am besten, und schließlich verwandte ich die beiden andern Färbungen nur zur Kontrolle auf Schleimbildungen. Für die allgemeine Plasmafärbung ist nach Thionin meinen Erfahrungen gemäß vorzüglich Säurefuchsin zu gebrauchen und dem Eosin noch vorzuziehen. Man überfärbt ein wenig in Säurefuchsin und bringt durch destilliertes Wasser ins Thionin ($^1/_3$ konzentrierte Thioninlösung auf ein Teil destilliertes Wasser).

Außerdem fanden meist Anwendung: Grüblers Hämalaun nach neuer Vorschrift, Delafields Hämatoxylin — beide färbten leicht zu intensiv für die speziellen Zwecke — und endlich Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, unter Nachfärbung mit Rubin.

I. Das Leuchten.

A. Spezieller Teil.

1. *Ophiopsila annulosa* und *aranea*.

Um die Ursache des Leuchtens kennen zu lernen, ist es notwendig, falls nicht das ganze Tier phosphoresziert, die leuchtenden Stellen festzulegen. Bezüglich dieser teilt Mangold 1907, S. 614, für unsre zunächst zu besprechende Art folgendes mit: Bei *Ophiopsila annulosa* vermögen Lichtenergie zu produzieren die Ventralplatten, die Lateralplatten und sämtliche Stacheln, darunter auch die Flimmerstacheln.«

Sehen wir uns nun den Bau eines gewöhnlichen Ophiurenstachels genauer an, so lassen sich in der Hauptsache meist drei Schichten unterscheiden. Zu äußerst liegt das mit einer dünnen wasserhellen Cuticula überzogene Epithel, dann folgt nach innen zu, unmittelbar ohne Trennung durch eine Basalmembran, die kalkbildende Bindegewebsschicht, und schließlich verläuft im Innern der unverkalkt bleibenden bindegewebigen Achse ein mehr oder weniger starker Nervenstrang, welcher Ausläufer durch das Bindegewebe zum Epithel hinsendet. — Dieser Bau der Stacheln wurde bereits von Cuénot 1888, S. 359, Hamann 1889 und 1900, S. 786, und Russo 1894, S. 172, beschrieben. Ist Pigment vorhanden, so liegt dies meist in Gestalt kleinster Körnchen, die dichtere oder dünnere unregelmäßige Haufen bilden, im Kalkgrundgewebe verteilt. Außerdem finden wir dort Cuénots Reservestoffzellen und Excretionszellen 1891, Taf. XXIV, Fig. 3, die mit teils gelblichen, teils ganz hellen Körnchen gefüllt sind.

Vergleichen wir mit diesem durchschnittlichen Bau der Ophiurenstacheln einen Längsschnitt durch einen Lateralstachel von *Ophiopsila annulosa*, so fallen uns dort ungemein stark entwickelte Zellkomplexe auf, die den Stacheln andrer Ophiuren fehlen. Ehe wir die Gründe erörtern, welche dafür sprechen, daß uns hier die Träger der Leuchtkraft vorliegen, wollen wir uns zunächst mit den histologischen Einzelheiten dieser Elemente näher vertraut machen.

Der innersten bindegewebigen Stachelachse, in welcher der Längsnerv verläuft, liegt eine förmliche Schicht platter, großer Zellen auf, welche dünne, sehr lange Ausläufer in das Epithel entsenden; vgl. Taf. XI Fig. 1. Diese Zellen umgeben stellenweise, vornehmlich kurz oberhalb der Stachelbasis, den innersten Gewebestrang wie ein Mantel. Sie sind nicht von genau bestimmter Gestalt; man trifft fast kreisrunde neben länglich-gestreckten und mehr eckigen an. Oft schließen sie dicht zusammen, zuweilen lassen sie enge Straßen zwischen sich frei. Ein zum Epithel ziehender Ausläufer entspringt im allgemeinen dem der Stachelspitze zugewendeten Ende der Zelle. Er zieht sich ein Stück in Richtung zur Spitze hin, macht dann eine Biegung nach außen und trifft auf diese Weise vielfach senkrecht auf das Epithel. In dieses dringt er ein und endet an der inneren Fläche der Cuticula. Kurz vor dem Eindringen in das Epithel verdickt sich jeder Ausläufer allmählich etwas. Die Cuticula wird von einem äußerst feinen Kanälchen durchbohrt, das nur auf besonders günstigen Schnitten deutlich in Erscheinung tritt. Wir finden dasselbe in Fig. 9, Taf. XII mit *ak* bezeichnet. Zuweilen lassen sich einige Regionen im Stachel unterscheiden, welche sich durch die besondere Häufigkeit der in ihnen befindlichen Ausläufer hervorheben. Eine solche Region liegt dann nahe der Spitze rings um den Stachel, eine zweite bildet etwa in der Mitte desselben einen breiten Ring. Häufiger allerdings ist die regelmäßige Verteilung über den ganzen Stachel.

Zellen und Ausläufer sind mit einer teils homogenen, teils feinkörnigen Masse erfüllt. An geeigneten Zellen ist man imstande, kleinere und größere Körnchen oder Bröckchen, sowie feineren, und ich möchte sagen, fadigen, gröberen Schleim zu unterscheiden. Der Kern ist vielfach undeutlich, da er von der Masse des Zellinhaltes umhüllt zu sein scheint; nur auf dünnen, schwach gefärbten Schnitten ist er als hellerer, dunkelkonturierter Fleck kenntlich. Günstigenfalls bemerkt man spärliche, dunkle Körnchen in ihm, die ich als Centralkörper ansprechen möchte. Fast immer liegt der Kern ungefähr in der Mitte der Zelle. — Färbt man mit Thionin und zieht dasselbe ziemlich stark aus, so nehmen die beschriebenen Zellen und Ausläufer einen violetten Ton an; bei Tinktion mit P. Mayers Mucikarmin färben sie sich mit einem satten Rot, wie uns Fig. 2 auf Taf. XI zeigt. Hämatoxylin gibt fast schwarzblaue Flecke und macht das Präparat unübersichtlich. Manche andre Färbemethoden üben geringe Wirkung auf diese Zellen aus; ihr Inhalt bleibt hell oder schwach gelblich, ohne daß Körnchen oder anderweitige Einzelheiten kenntlich hervortreten. Die Durchschnittsgröße der Zellen schwankt zwischen 0,02 bis 0,055 mm, der zugehörigen Kerne zwischen 0,005—0,007 mm; an Ausläufern maß ich Längen von 0,1 bis 0,18 mm, dagegen betrug ihre Dicke nur an den breitesten Stellen nahe dem Epithel über 0,003 mm.

Nach allem Gesagten haben wir unstreitig eine besondere Art von Drüsengebilden vor uns. Am auffälligsten ist wohl die Lagerung derselben so tief im Bindegewebe. Wohl sind uns von *Echinaster sepositus* durch Cuénot 1887, S. 9 ff., Abbild. 15, Pl. I, Drüsen bekannt geworden, welche unter das Epithel bis ins Bindegewebe hinabgehen, doch sind dies lediglich Epithelbildungen, die während des Wachstums kugelig in das Bindegewebe hineingetrieben werden, wie Barthels 1906, S. 639, nachwies. Ob unsre Zellen etwa in ähnlicher Weise auch vom Epithel herstammen, das wage ich nach meinem, nur aus völlig erwachsenen Tieren bestehenden Material nicht zu entscheiden. Auch die Betrachtung der distalsten Armteile und Stacheln konnte mir keinen Aufschluß bringen. Denkbar wäre vielleicht auch, daß es sich um eine Art wandernder Zellen handelt. Cuénot beschreibt solche, die er Amöbocyten nennt, als Reservezellen u. dgl. 1891, S. 426. Nähmen wir das an, so würde unsern, vielleicht in frühesten Jugendstadien wandernden Zellen die Fähigkeit innewohnen, sich späterhin an bestimmten Stellen seßhaft zu machen. Für diese Auffassung könnte die ziemlich schwankende

Form und Größe der Zellen in Anrechnung kommen. Prof. Godlewski teilte Mangold und mir mit, er habe bei Gelegenheit künstlicher Befruchtungsversuche das reife Sperma von *Ophiopsila annulsoa* aufs intensivste phosphoreszieren sehen. Es läßt sich demnach sehr wohl denken, daß hier eine Anlage vorhanden ist, welche sich weiterhin ausbildet und schließlich im fertigen Tier an gewisse Zellen bestimmter Distrikte geknüpft wird. Leider konnte ich weder Sperma im Reifezustand, noch Eier oder frühe Jugendstadien unsrer immerhin recht seltenen Form erlangen, um einer etwaigen Entwicklung von Leuchtanlagen nachzuspüren.

In den von mir 1908, S. 174 ff., beschriebenen Wimperstacheln von *Ophiopsila annulosa* treffen wir die gleichen drüsenartigen Zellen an, die ich zuvor in den Lateralstacheln beschrieb. Sie sind viel schwächer entwickelt, liegen zerstreuter, weisen aber genau denselben Bau auf. Mit den Wimperstreifen stehen sie in keinerlei Zusammenhang; auch hier liegen sie in der Kalkgrundsubstanz, und ihre Ausläufer ziehen zu den Stellen des Epithels hin, an welchen dasselbe noch nicht verdickt und von Wimperzellen vollständig frei ist.

Auf der Ventralseite, bzw. in den eigentlichen Ventralplatten suchte ich längere Zeit vergebens nach solchen drüsenartigen Zellen, späterhin konnte ich sie aber jedesmal mühelos feststellen. Jedoch sind sie nur in geringer Anzahl vorhanden und auf einen Teil des Zwischenraumes von je zwei ventralen Wimperschnüren beschränkt. Sie halten sich hier ziemlich oberflächlich und dringen nur wenig in das Bindegewebe ein; die Ausläufer sind kurz und äußerst fein, haben aber im Epithel die gewöhnliche Verdickung. — Es deckt sich diese schwache Entwicklung sehr gut mit Mangolds Beobachtung, daß an der Ventralfläche die Phosphorescenz nach Reizung meist zuerst aufhört, op. cit. S. 617.

Sehen wir uns nun einen Querschnitt durch den Arm der verwandten *Ophiopsila aranea* an, so fällt uns sogleich das gänzliche Fehlen der bei *annulosa* beschriebenen Zellen in sämtlichen Stacheln auf; weder Lateral- noch Wimperstacheln zeigen eine Spur derselben. Auch in den Ventralplatten sind keinerlei ähnliche Gebilde vorhanden. — Um ganz sicher zu gehen, habe ich Schnitte durch Armstücke beider Ophiopsilen verglichen, die nach Dauer der Fixierung und Färbung genau in gleicher Weise behandelt waren. Stets trifft man die Zellen bei *annulosa* an, während sie bei *aranea* nicht vorhanden sind. Mit unzweifelhafter Gewißheit habe ich auch in den von Mangold als allein leuchtend angegebenen Lateralplatten von *Ophiopsila aranea* die oben beschriebenen Gebilde bisher nicht nachweisen können, obwohl ich zuweilen Andeutungen derselben sah. Es wird die Untersuchung durch die geringere Größe des Objektes und vor allem durch die Menge und Dichtigkeit des hier vorhandenen schwarzbraunen Pigmentes sehr erschwert, und vorläufig muß ich die Frage noch als ungelöst betrachten, ob derartige drüsige Zellen bei *aranea* vorhanden sind. — Eine große Schwierigkeit liegt darin, daß jedes Fixierungsmittel einen scharfen Reiz auf das Tier ausübt, der intensives Leuchten auslöst. Selbst in heißem Sublimat leuchtet das Tier noch eine Zeitlang stoßweise fort. Es ist daher anzunehmen, daß diejenigen Stellen, die am reichsten mit Leuchtträgern versehen sind — wie die Stacheln von *Ophiopsila annulosa* —, die klarsten Einzelheiten liefern.

Der beste Beweis, daß wir wirklich die Erreger und Träger der Luminescenz in den beschriebenen Zellen vor uns haben, scheint mir darin zu liegen, daß sie gerade an den Stellen von *Ophiopsila annulosa* vorhanden sind, von denen das Leuchten ausgeht, während z. B. in den nicht leuchtenden Stacheln von *aranea*, wie nicht minder in den Stacheln andrer nicht leuchtender Arten, dieselben Zellen gänzlich fehlen. Bezeichnenderweise aber sind bei der im folgenden Abschnitt zu beschreibenden, leuchtenden *Amphiura filiformis* gleiche Zellen gefunden, und zwar dort auch wieder nur in den allein leuchtenden Stacheln. Daß wir in den fraglichen Zellen drüsige Gebilde vor uns haben, vermehrt die Wahrscheinlichkeit, daß sie mit dem Leuchtprozeß in Zusammenhang stehen.

Es könnte vielleicht der Einwurf erhoben werden, daß unsre Zellen durch ihren körnigen Inhalt und ihre Gestalt auf Pigmentzellen hindeuteten. Gegen diese Annahme sprechen verschiedene Momente: 1) Pigment ist bei den von mir untersuchten Ophiurenarten fast immer in Gestalt allerfeinster Körnchen lose im Gewebe verteilt; selten kommt es in amöboiden Zellen vor, die dann einen ganz andern Habitus besitzen wie unsre Zellen. 2) Im Maschenwerk der Dorsalplatten von *Ophiopsila annulosa* ist Pigment am häufigsten und stärksten vorhanden; niemals aber traf ich dort auch nur ähnliche Gebilde wie unsre Zellen. 3) Die Gestalt der Pigmentzellen, falls solche vorhanden, pflegt viel unregelmäßiger zu sein, ebenso Gestalt und Art ihrer fast stets in der Mehrzahl vorhandenen, viel kürzeren Ausläufer; auch gibt ihr Inhalt durchaus andre Reaktion bei Färbungen. Endlich traf ich 4) Pigment außer bei *Ophiomyxa* und *Gorgonocephalus* niemals im Epithel an. Infolgedessen war es immer leicht möglich, Pigment und unsre Drüsen zu sondern und auseinander zu halten. Fig. 1, Taf. XI zeigt beide in ihrer Verschiedenheit. — Daß wir eine den Pigmentzellen verwandte Zellart vor uns hätten, wäre allerdings nicht unmöglich, schlösse auch eine Leuchtfähigkeit in keiner Weise aus.

Welche andre Funktion wir unsern Zellen beilegen könnten, weiß ich nicht; sonstige Besonderheiten im histologischen Bau, typische Merkzeichen, welche leuchtende Arten von den nicht leuchtenden Arten auszeichneten, fand ich nicht. Halten wir also diese drüsigen Zellen nicht für die Träger der Luminescenz, so könnten wir nur in den Zellen insgesamt, bzw. in secretiven Vorgängen des Plasmas überhaupt, Leuchtkraft vermuten, und dann wäre nicht wohl einzusehen, warum die Luminescenz auf so wenige Stellen beschränkt ist, und daß sie mit solcher Regelmäßigkeit auftritt. Demgemäß glaube ich unsre Zellen mit einiger Gewißheit fernerhin stets als »Leuchtzellen« bezeichnen zu dürfen.

Mangolds Untersuchungen legen aufs beste dar, daß den Nerven eine große Rolle bezüglich des Leuchtens zukommt. Reizt man einen Arm, dessen Radiärnerv durchstochen ist, so wird wohl ein Aufblitzen in diesem Arm hervorgerufen; die andern vier Arme aber bleiben dunkel, 1907, S. 617. Wird umgekehrt einer der vier Arme gereizt, so leuchten diese auf, während der fünfte, jenseits der neurotomierten Stelle keinerlei Reaktion auf den Reiz zeigt. Es ergibt sich daraus, daß der Radiärnerv die Reize überträgt. Er sendet bekanntlich seitliche Ausläufer zu Haut und Stacheln aus, und diese durchziehen, wie wir oben sahen, in der Länge die Achse jeden Stachels. Ob nun Zweige dieses Stachelnerven in die drüsigen Gebilde selbst eintreten, habe ich nicht konstatieren können. Der Inhalt der letzteren, der sich entweder gar nicht oder recht kräftig färbt, macht die Untersuchung histologischer Feinheiten überaus schwierig. Immerhin sind die Leuchtzellen mit ihren Zellkörpern dem Längsnerv dicht aufgelagert, höchstens bisweilen durch eine dünne Bindegewebsschicht von ihm getrennt. Die Ausläufer aber werden, wie man sich an geeigneten Stellen unschwer überzeugen kann, von den feinen, zur Epidermis ziehenden Nervenfasern begleitet, und stellenweise hat man den Eindruck, als ob sie gleichsam von ihnen umsponnen würden. Vgl. Fig. 9, Taf. XII. Einen deutlicheren Beweis für den nahen Zusammenhang zwischen Nerven und Leuchtzellen gedenke ich weiter unten, gelegentlich der nun folgenden Besprechung von *Amphiura filiformis* zu geben.

2. *Amphiura filiformis.*

Bezüglich des Leuchtens von *Amphiura filiformis* berichtet Mangold 1907, S. 626, folgendes: »Bei *Amphiura filiformis* ist besonders bemerkenswert, daß ausschließlich die Stacheln, auch die Amboßstacheln leuchten, während dies an den Skeletplatten niemals zu beobachten ist. Besonders hell tritt die Phosphorescenz am basalen Teil der Stacheln auf.« — Noch mehr wie bei *Ophiopsila annulosa* der Fall war, glaubt man bei Lupenbetrachtung die Basis der Stacheln von innen heraus erglühen zu sehen, und in der Tat liegt an dieser Stelle ein Komplex ähnlicher Zellgebilde wie bei jener Form.

Die Stacheln von *Amphiura filiformis* sind bei weitem nicht so stark nach innen hinein verkalkt, wie bei *Ophiopsila.* Der unverkalkt gebliebene, nervenhaltige, bindegewebige Achsenstrang ist kräftiger. An ihn angelagert, auf der Grenze zwischen dem unverkalkten und verkalkten Teil befinden sich längliche, etwas unregelmäßig birnförmige, große Zellen. Ihre Verteilung ist nicht wie bei *Ophiopsila*, bei welcher Art sie im allgemeinen am unteren Teil der Stacheln einen den Achsenstrang ringsumhüllenden Mantel bilden. Hier zieht vielmehr an zwei gegenüberliegenden Seiten je ein langer mehr oder weniger breiter Streifen von Zellen den Achsenstrang entlang. Der Inhalt der Zellen stimmt durchweg mit dem bei *Ophiopsila* festgestellten überein, jedoch scheint hier mehr Schleim vorhanden, gegen den die größeren und feineren Körnchen zurücktreten. Der Kern liegt in der Mitte der Zelle oder ist der Basis genähert; er ist verhältnismäßig klein und leicht zu übersehen. Von diesen Zellen nehmen die bekannten Ausläufer ihren Ursprung; sie winden sich zwischen dem Maschenwerk auf mehr oder weniger langen Wegen zum Epithel und zur Cuticula durch, sind aber stets kürzer und breiter wie diejenigen von *Ophiopsila.* Durchbohrungen der Cuticula habe ich nirgends nachweisen können, zweifle aber nicht, daß solche vorhanden sind, da man außen auf derselben hin und wieder sehr geringe Spuren von Secret wahrnehmen kann. In der Epithelschicht verdicken sich die Gänge beträchtlich. Leuchtzellen in der Stachelbasis zeigt Fig. 11, Taf. XII.

Auf Taf. XI, Fig. 3, welche eine Ausläuferreihe nach Thionintinktion zeigt, nehmen auf der Cuticula befindliche, kleine, stabförmige Gebilde unser Interesse in Anspruch. Meines Wissens sind dieselben bisher unbekannt geblieben. Es sind Cuticularbildungen, die zumeist in zwei Spitzchen gabelförmig enden. Ich nahm zunächst an, die vergeblich gesuchten Mündungen der Ausführgänge vor mir zu haben. Die Zäpfchen stehen nämlich in zwei Längsreihen auf den Stacheln, und zwar in großer Anzahl an den Stellen, wo die Drüsengänge an die Cuticula herantreten, oder doch im nächsten Umkreis. Anderwärts sucht man vergeblich nach ihnen. Daß sie also in irgendwelcher

Beziehung zu den Drüsen stehen, ist wohl anzunehmen. An 5 μ dünnen, günstig gefärbten Schnitten gelang es, mit Hilfe der apochromatischen Immersion Bilder zu erhalten, wie ein solches in Fig. 10, Taf. XII wiedergegeben ist. Wir sehen dort eine ganze Reihe der fast wasserhellen Stäbchen mit ihren Spitzen. An der Basis jedes Stäbchens hat die Epithelschicht eine sehr geringe Aufwölbung, und eine überaus feine Faser durchzieht von dort das Stäbchen. Ob diese Faser sich den Spitzen entsprechend gabelt, ließ sich nicht deutlich feststellen. Verfolgen wir eine Faser basalwärts, was mitunter ganz gut möglich ist, so erkennen wir, daß sie zu Fasern der benachbarten Stäbchen hinläuft, und daß dergestalt vereinte feinste Faserbündelchen durch das Maschenwerk des Bindegewebes zur Stachelmitte streben. Bis zum Übergang in den Längsnerv lassen sie sich hier verfolgen.

Wir haben also offenbar Nervenfasern vor uns, deren letzte Endigungen in den Stäbchen liegen. In dieser Ansicht bestärken die großen, runden, für das Nervensystem, bzw. für Ganglienzellen typischen Kerne, *gk*, die sich einerseits durch ihre Größe vor den Epithelzellkernen, anderseits durch Färbbarkeit und Form vor den Bindegewebskernen auszeichnen. Ähnliche, jedoch bedeutend stärkere Nervenfaserbündel beschreibt Hamann aus der Haut von *Ophioglypha albida* 1889 und 1900, S. 784; sowie Taf. III, Fig. 8. Über die letzten Endigungen konnte er sich keine Gewißheit verschaffen.

Schon oben wurde erwähnt, daß die Stäbchen stets nur in der Nähe oder unmittelbar neben Drüsenmündungen vorkommen. Anderseits werden bei *Amphiura filiformis* wie bei *Ophiopsila annulosa* die langen Ausführgänge von Nervenfasern begleitet, und es treten solche an die Drüsenzellen heran. Es erscheint mir also durchaus nicht unwahrscheinlich, daß durch Berührung der Stäbchen ein Reiz ausgelöst wird, der die Bedingungen für ein lokales Aufleuchten erwirken kann.

Mangold schließt mit Recht op. cit. S. 618, aus der Tatsache, daß einzeln ausgezupfte Stacheln bei chemischer Reizung auch sogleich aufleuchten, daß der Radialnerv selbst nicht unbedingt zum Leuchten notwendig ist. Er läßt dahingestellt, ob das Leuchten losgetrennter Teile reflektorisch oder direkt erfolgt. — Da sich nun nicht nur an der Basis im Ganglion des Stachels sondern, wie wir eben gesehen haben, auch in distalen Teilen desselben Nervenzellen befinden, können wir wohl ein durch direkte Reizung hervorgerufenes Leuchten annehmen.

Die Drüsen und Stäbchen finden sich bei *Amphiura filiformis* ausschließlich in sämtlichen Stacheln; die Skeletplatten sind frei von ihnen, und bei der nicht leuchtenden *Amphiura chiajei* suchen wir überhaupt vergebens nach solchen Gebilden. Damit dürfte wohl die Vermutung, daß wir in der Tat die Erreger und Träger der Leuchtkraft vor uns haben, zur Gewißheit erhoben sein. Ist doch wiederum die allein leuchtende Stelle durch den ausschließlichen Besitz der eben beschriebenen Zellen ausgezeichnet.

3. *Amphiura squamata.*

Bereits in einer vorläufigen Mitteilung 1908 b, S. 167, gab ich kurze Nachricht darüber, daß es mir gelungen sei, bei *Amphiura squamata* höchst eigenartige Zell- bzw. Kernformen festzustellen, welche an verschiedenen Teilen des Tieres, hauptsächlich der Radien, vorkommen. Hier trifft man sie am regelmäßigsten in der Nähe der Füßchenbasis und der Basis der Stacheln.

Es handelt sich um feine, lange Zellen, deren Zellleib im Maschenwerk der verkalkten Grundsubstanz der Skeletplatten gelegen ist, bald nahe am Epithel, bald in der Tiefe der Grundsubstanz. Färbt man mit Thionin-Säurefuchsin, so treten die Zellen scharf hervor. Während ihr Kern ein satteres oder helleres Blau annimmt, färbt sich der übrige Teil in der für drüsige Bildungen typischen rötlich-violetten Tönung. Im allgemeinen ist die Gestalt unregelmäßig birnförmig. Von dem der Peripherie zugewandten Ende geht ein meist sehr langer überaus feiner Schlauch aus, der bis an die Cuticula hinzieht. Ehe er sie erreicht, erfährt er eine sehr geringe Verdickung. Der Inhalt besteht aus kleinen Körnchen und etwas Schleim. Die Fig. 13—16 geben ein Bild der geschilderten Verhältnisse. So leicht es ist, dem Verlauf des Schlauches bis hart an die Cuticula zu folgen, so schwer war es festzustellen, ob diese durchbrochen werde. Schien es an einer Stelle, als ob die Frage zu bejahen sei, so sprach eine andre dagegen; mit voller Klarheit konnte ich eine Öffnung nicht feststellen.

Der Kern dieser Zellen lag meist an der Basis und zeigte sich in sehr wechselnder Gestalt. Während er vielfach rundlich oval, gleich den umliegenden gewöhnlichen Kernen der Grundsubstanz, aber stets kleiner als diese war, zeigten sich anderseits ebenso oft die absonderlichsten Formen. Einige derselben kommen in Fig. 18 *a*—*e*, Taf. XII zur Darstellung. Ich fand neben Kernen von überaus langgestreckter Gestalt solche, die ausgesprochen biskuitförmig, hantel- oder keulenförmig, oder endlich ganz unregelmäßig gelappt aussahen. Um eine Beeinflußung durch die Vorbehandlung kann es sich nicht handeln, da alle Präparate nach den verschiedensten Fixierungs- und Einbettungsmethoden übereinstimmend dieselben Erscheinungen zeigten.

Vergleicht man eine Reihe solcher Zellen, so bemerkt man, daß die mannigfaltigsten Stadien vorhanden sind. Man erhält unwillkürlich den Eindruck, ihre Bildung könnte etwa folgendermaßen vor sich gehen: In einer gewöhnlichen Zelle der bindegewebigen Grundsubstanz beginnt der Kern sich zu strecken und dann sich ein wenig einzuschnüren; die Zelle tritt allmählich dadurch, daß ihr Plasma anscheinend eine Änderung erfährt, körniger wird, deutlicher vor den umliegenden hervor. — Ein Teil des Kernes schnürt sich darauf mehr und mehr ab, wird kleiner und färbt sich mit Thionin nur mehr sehr schwach hellblau, während der größere Teil sich nach wie vor intensiv dunkelblau färbt. — Dieser letztere wird ganz von äußerst feinkörniger Masse, wohl Secret, umgeben, welches in langem Ausläufer sich ansammelt und das Bestreben zeigt, die Cuticula zu erreichen. Der kleinere abgeschnürte Kernteil verschwindet über kurz oder lang gänzlich; er scheint sich aufzulösen. Endlich stellt sich das Gebilde sehr ähnlich dar, wie die Leuchtzellen in den Stacheln von *Amphiura* oder von *Ophiopsila* in verkleinertem Maßstabe. Ob wir hier auch in der Tat annehmen können, die Träger einer Luminescenz vor uns zu haben, wird gleich erörtert werden; zunächst ist ergänzend noch einiges über das Vorkommen obiger Zellen zu bemerken. Die verschiedenen Stadien sind auf Taf. XII aus Fig. 13 bis 18 ersichtlich.

Die Zellen finden sich bei der erwachsenen *Amphiura squamata* am häufigsten in den ganzen Lateralplatten sowie an den Rändern der Ventralplatten in Nachbarschaft der Füßchenbasis. Ihre Lagerung ist aber vereinzelter, nicht regelmäßig gehäuft, ihr Vorkommen zerstreuter, wie das der bei den vorigen Arten beschriebenen Leuchtzellen. Am stärksten ist ihre Entwicklung in der proximalen Radiushälfte, d. h. vom Rand der Scheibe bis zur Mitte des Armes hin. Am schwächsten sind sie an den Armteilen, die im Bezirk der Scheibe selbst liegen, ausgebildet; oft scheinen die Ausläufer hier nicht bis zur Cuticula zu reichen. Ganz vereinzelt traf ich die Zellen sogar in der dorsalen Scheibenhaut an, niemals in der lateralen und ventralen.

Jugendstadien unsres Tieres, d. h. solche, die den Bursae der Alten entnommen waren, das Muttertier also noch nicht verlassen hatten, gaben im allgemeinen dasselbe Bild der fraglichen Zellen und ihrer Verteilung. Ich schnitt eine ganze Reihe junger Tiere (Armlänge 1,25 bis 3 mm) und traf in allen Radien die drüsenähnlichen Zellen an den obengenannten Stellen regelmäßig an; in der Scheibe jedoch fehlten sie durchweg. Fig. 12, Taf. XII zeigt die Verteilung derartiger Zellen in der Nähe des Füßchens *f* und der Basis eines Lateralstachels *St.*

Bemerkenswert ist, daß bei jüngeren Tieren die Kernformen in den Zellen meist noch mannigfaltiger und seltsamer waren, wie bei den älteren.

Ob wir in diesen stark differenzierten Zellen von *Amphiura squamata* wiederum die Träger der Leuchtkraft gefunden haben, scheint mir noch nicht genügend sicher; manche Gründe sprechen dafür, andre dagegen.

Unverkennbar ist zunächst eine weitgehende äußere und innere Ähnlichkeit dieser Zellen mit den Leuchtzellen der vorigen Arten. Daß secretive Prozesse in ihnen spielen, erhellt aus den Figuren. Ferner liegen unsre Gebilde stets an den Stellen in größter Menge, welche nach PANCERIS, MANGOLDS und meinen Untersuchungen durch Leuchten ausgezeichnet sind. Allein wie ich oben schon hervorhob, traf ich mitunter auch im Bezirk der Scheibe auf derartige Zellen, und die Scheibe zeigt kein Leuchten; sind diese Zellen nun zwar in der Scheibe anscheinend schwächer ausgebildet, so gehen doch in ihnen fraglos die gleichen Veränderungen durch Secretion u. dgl. vor sich, wie in denselben Zellen der Arme; sie müßten also ebensogut Leuchten zeigen wie diese. Ob hier noch andre Momente in Betracht kommen, wird hoffentlich erneute Untersuchung frischen Materiales zeigen. Daß unsre Zellen zum Leuchtprozeß in ganz bestimmten Beziehungen stehen, davon bin ich überzeugt, einmal weil dieselben bei der nicht leuchtenden *Amphiura chiajei* nicht anzutreffen sind, und dann weil bei jüngeren Tieren in der nicht leuchtenden Scheibe noch keine derartigen Zellen gefunden wurden. Da die Jungen nach MANGOLDS Beobachtungen 1907, S. 628, ebenso leuchten wie die Alten, könnte man für sie fast ohne weiteres die von uns gefundenen Zellen als Leuchtzellen ansprechen.

B. Allgemeiner Teil.

Sehen wir von schwankenden Fällen ab, so können wir die Erscheinungen der tierischen Luminescenz in zwei große Gruppen sondern. Entweder kann ein leuchtender Schleim nach außen entleert werden, welcher kürzere oder längere Luminescenz hervorzurufen imstande ist: Extracelluläre Luminescenz; oder das Secret bleibt ein inneres, welches nicht nach außen abgestoßen wird: Intracelluläre Luminescenz.

Für die erstere bieten einige plagische Copepoden nach GIESBRECHTS vortrefflichen Untersuchungen 1895, S. 955 ff., ein typisches Beispiel. So sind bei den Centropagiden besonders differenzierte Drüsen vorhanden, welche Leuchtsecret hervorbringen: »In den Ausführgängen leuchtet das Secret jedoch noch nicht; gewöhnlich findet das Leuchten dicht vor den Drüsenmündungen statt, zuweilen aber werden die

Leuchttropfen auch kräftiger ausgestoßen; so sah ich, wie ein Pleuromma abdominale ♀ sie so kräftig ausspritzte, daß sie noch um die Länge des Abdomens entfernt leuchteten.« Auch DOFLEIN (Ostasienfahrt S. 193) berichtet von einem Ostracoden, der »aus einer Drüse am Kopfe eine Ausscheidung spritzte, welche wie ein schimmerndes Band den Weg des Tieres bezeichnete.« Hierhin gehören ferner eine Reihe von Würmern und Mollusken, welche einen abwischbaren, leuchtenden Schleim produzieren, der oft seine Leuchtkraft noch lange behält. DUBOIS fand z. B. den leuchtenden Schleim von *Pholas dactylus* unverändert weiterleuchten, wenn er ihn durch ein Porzellanfilter gab (zitiert nach PÜTTER, 1905, S. 27). An ausgetrockneten Copepoden konnte GIESBRECHT durch Anfeuchten noch nach 3 Wochen die Luminescenz wieder hervorrufen u. dgl. mehr.

Ganz anders bei intracellulärem Leuchten, das ebenfalls an Secret vor sich geht, jedoch an einem im Innern des Tieres verbleibenden Secret. — Übergänge zwischen den beiden Arten des Leuchtens bieten in jeder Form die Leuchtorgane der Knochenfische. So haben nach BRAUER[1] die Organe an den Tentakeln der Onchocephaliden und Ceratiiden noch die Natur reiner Drüsenorgane, welche Ausführgänge und -öffnungen besitzen. In andern Familien jedoch werden die Ausführgänge mehr und mehr reduziert, und es findet keine Secretion nach außen mehr statt. Schließlich kommt es in der Familie der Myctophiden so weit, daß das Leuchtorgan kaum mehr als Drüse zu erkennen ist. Es besteht aus in Lamellen gelagerten, platten, mit Secret gefüllten Zellen ohne Ausführgang und ohne centralen Hohlraum, in den das Secret sich ergießen könnte.

Drüsenartige Leuchtzellen mit rein intracellulärer Luminescenz kommen bei vielen Medusen vor; bei *Oceania scintillans* liegen sie z. B. an der verdickten Basis der größeren Randcirren oder in deren Nähe, vgl. PÜTTER, 1895, S. 30.

Bei beiden Arten der Luminescenz aber handelt es sich durchweg um Drüsenzellen, an deren Anwesenheit und Tätigkeit die Erscheinung des Leuchtens geknüpft ist. Entgegen der früheren Auffassung PFLÜGERS, daß die Luminescenz an die Bedingungen des Lebens gebunden sei, in der lebendigen Substanz vor sich gehe, ist man jetzt wohl allgemein der Ansicht zugeneigt, daß, wie GIESBRECHT, loc. cit., sagt: das Leuchten nicht an dem lebenden Protoplasma der Drüsenzelle, sondern an dem von ihm produzierten toten Secret auftritt. Über die chemische Natur der Stoffe, auf deren Umsetzungen die Chemoluminescenz beruht, über die sogenannte »Photogene« (MOLISCH, 1904), ist uns Genaueres nicht bekannt.

---

[1] BRAUER, Über die Leuchtorgane der Knochenfische aus Verh. der deutschen zoolog. Gesellsch. 1904. S. 16—34.

Welche Art des Leuchtens treffen wir nun bei unsern Tieren an, und welches sind die Begleiterscheinungen? Meiner Ansicht nach spricht alles dafür, daß wir bei allen untersuchten Ophiurenarten Fälle von intracellulärer bzw. intraglandulärer Luminescenz vor uns haben. Bei mikroskopischer und Lupenbetrachtung ist niemals wahrzunehmen, daß an den leuchtenden Stellen ein Secret nach außen abgegeben wird. Vielmehr glühen die Teile der Tiere, wie oben bereits erwähnt, von innen heraus. Bei den Stacheln von *Ophiopsila annulosa* und *Amphiura filiformis* ist deutlich eine innere, am intensivsten leuchtende Achse erkennbar; ja man erkennt während des Aufleuchtens Teile des inneren Kalkskelettes. Niemals gelang es MANGOLD, 1907, S. 619, oder mir, Überreste eines Secretes von den leuchtenden Teilen abzuwischen. MANGOLD sagt ferner: »Daß kein Secret abgeschieden wird, welches noch längere Zeit außerhalb des Körpers leuchtet, wird auch dadurch wahrscheinlich, daß die Grenzen der allein leuchtenden Teile völlig konstant sind.« — Oft reizte ich *Ophiopsila annulosa* nach Entfernung aus dem Wasser, unter der Lupe, in der Annahme, es werde das Secret vielleicht gleich in Wasser gelöst; aber auch dann war keine Spur von Secret auffindbar.

Würde Secret in größeren Mengen während des Leuchtvorganges selbst abgeschieden, so müßte sich auch auf Schnitten häufiger eine Spur desselben auf der Cuticula nachweisen lassen. Ich fand aber bei *Ophiopsila* nur zweimal, bei *Amphiura* nicht viel häufiger, äußerst spärliche Restchen von Secret in der Nähe der Ausführgänge der Leuchtdrüsen auf der Cuticula. — Teile der toten Tiere, an der Luft getrocknete Armstücke, konnten auf keine Weise mehr zum Leuchten gebracht werden, wie es bei andern Organismen beschrieben worden ist, vgl. MANGOLD, 1907, S. 620.

Ich bin der Meinung, daß sich im Innern der Drüsen auf gewisse Nervenreize hin ein chemischer Vorgang, eine Stoffauflösung, ein Umsatz von Stoffen, eine Bildung von Secret vollzieht, der für unser Auge als Leuchten wahrnehmbar wird. Auf einen solchen Prozeß weisen auch die histologischen Befunde hin; wir fanden in den Leuchtzellen größere und kleinere Körnchen, die sich verschieden intensiv färbten, außerdem Schleim von homogener oder mehr fadenförmiger Struktur. Nach außen abgegeben wird wohl nur ein Überschuß verbrauchter Substanz als sekundäre Folge des Leuchtvorganges. Schließen läßt sich das auch aus der Enge und Kleinheit der bei *Ophiopsila* vorgefundenen Ausführkanälchen, welche die Cuticula durchbohren. Wäre die Luminescenz extracellulär, so müßte das Secret eben wegen der Feinheit der Kanäle mit großer Wucht hervorgestoßen werden, und ein derartiger Vorgang würde unter dem Mikroskop wahrgenommen werden müssen. Es liegen bei unsern Tieren also ähnliche Verhältnisse vor, wie bei einzelnen Arten der Knochenfische; der eigentliche Leuchtvorgang spielt sich zwar ganz intraglandulär ab, jedoch sind Ausführgänge und Öffnungen noch vorhanden.

Auf ganz anderm Standpunkt steht Fräulein STERZINGER, 1907, der allerdings nur die recht schwierig zu beobachtende *Amphiura squamata* in Exemplaren vorlag, welche bereits einen längeren Transport hinter sich hatten. Auf mechanische Reize reagierten ihre Tiere überhaupt nicht mehr durch Leuchten, dasselbe konnte nur durch starke chemische Reize hervorgerufen werden, S. 364. — STERZINGER betrachtet das Leuchten dieser Art als extracellulär; die Drüsen, welche den Leuchtstoff produzieren, liegen nach ihr in den Spitzen der Füßchen. Ich möchte hier nochmals (vgl. 1908 b, S. 168) darauf hinweisen, daß keiner der bisherigen Beobachter ein Leuchten der Füßchen wahrgenommen hat; QUATREFAGES schreibt das Leuchten den Armmuskeln zu (1843), PANCERI verlegt es in eine beschränkte Zone, »disposta ai lati di ciascun articolo delle braccia alle superficie dorsale dei medesimi, presso al punto, donde sortono i pedicelli«, 1878, S. 18, und gibt ein Bild des leuchtenden Tieres wieder. MANGOLD nennt 1907, S. 627, mit letzterem fast übereinstimmend, die proximalen Teile der Basalplatten der Stacheln, in denen Luminescenz auftritt. Soviel ich selbst an *Amphiura squamata*, wie an den andern Arten feststellen konnte, bleiben die eigentlichen Füßchen in ihrem gesamten Umfange stets dunkel.

STERZINGER schreibt nun den Füßchen zweierlei Schleim zu; dieselben produzieren leuchtendes und nicht leuchtendes Secret. Daß letzteres in großer Menge vorhanden ist, steht ganz mit meinen Untersuchungen im Einklang, wie wir ausführlicher im folgenden Abschnitt dieser Arbeit sehen werden. Die Anwesenheit von leuchtendem Schleim scheint mir aber nicht nur auf Grund der eben aufgeführten Beobachtungen fraglich.

Es bleibt bekanntlich die Scheibe von *Amphiura* dunkel, auch die in ihrem Bereich gelegenen Armteile, während die Radien phosphoreszieren, und STERZINGER berichtet darüber, S. 372: »Auffallend ist, daß sowohl die Mundfüßchen, als auch die Armfüßchen innerhalb der

Scheibe nicht leuchten, obwohl sie im Bau mit den übrigen Füßchen übereinstimmen; durch Färbungen ließ sich bei diesen Füßchen gewöhnlich kein Schleim nachweisen; auf einen Fall, wo Schleim zu beobachten war, werde ich zurückkommen.« — Weiter unten erwähnt Verf. dann, sie habe an einer kleinen Partie zwischen zwei Mundfüßchen Schleimansammlungen gefunden, wahrscheinlich in einem Mundwinkel.

Auf Grund zahlreicher Schnittserien durch Scheiben von *Amphiura squamata*, welche gleich nach dem Fang fixiert wurden, kann ich demgegenüber feststellen, daß hinsichtlich des Vorkommens von Schleim in den Füßchen absolut kein Unterschied zwischen Mundfüßchen und Armfüßchen innerhalb und außerhalb der Scheibe zu konstatieren war. Sämtliche Füßchen waren in allen Serien reich mit Schleim versehen; die Armfüßchen im Scheibenbezirk oft sogar am reichlichsten. — Hinzu kommt, daß die von mir geschnittenen Tiere mannigfach fixiert waren. Da durch das Einlegen in verschiedene Konservierungsflüssigkeiten ein durchaus verschiedener Reiz ausgeübt wird, der einmal zu einem langen erschöpfenden Aufleuchten führt, ein andermal nur ein verhältnismäßig kurzes Aufleuchten vor dem Tode zuläßt, hätten die Präparate doch sehr verschiedene Stadien des Secretverbrauches zeigen müssen, wenn das Secret während des Leuchtens ausgestoßen wird. — Allein durchweg besaßen alle Füßchen fast gleiche Secretmengen. — Daß der Füßchenschleim, wie Frl. STERZINGER gemäß der Beobachtung von Dr. STEUER S. 370 berichtet, in Pfropfen weit ausgestoßen wird, ist dem Bau der Drüsenpapillen nach sehr einleuchtend. Hätte dieser Schleim aber eine Beziehung zur Luminescenz, riefe er sie hervor, so wäre das gewiß so vielen Beobachtern nicht entgangen.

Ferner ist weder mikroskopisch — sei es an Macerationspräparaten, sei es an Schnitten — noch durch Färbung ein Unterschied nachweisbar zwischen dem Füßchenschleim von *Amphiura squamata* und demjenigen der andern Ophiuren, die keinerlei Leuchtvermögen zeigen. Immerhin möglich, wenn auch nicht wahrscheinlich wäre ja, daß ein nicht wahrnehmbarer Unterschied in chemischer Zusammensetzung bestände, auf dem das Leuchten beruht.

Es scheint mir aber kaum annehmbar, daß die Füßchen der Arme von *Amphiura squamata*, soweit sie außerhalb der Scheibe liegen, zweierlei Schleim, leuchtenden und nicht leuchtenden, besitzen sollen, während die genau ebenso gebauten und eingerichteten Armfüßchen innerhalb des

Scheibenbereichs lediglich nicht leuchtenden Schleim produzierten.

Gelang es mir im vorigen Abschnitt auch nicht, mit unbedingter Gewißheit die bei *Amphiura squamata* in den Skeletplatten gefundenen drüsenartigen Zellen als Erreger der Luminescenz zeigen zu können, so geht aus dem hier Gesagten hervor, daß wir wohl noch weniger den Füßchenschleim als Träger der Leuchtkraft unsres Tieres ansehen dürfen. Ich zweifle nicht daran, daß eine erneute mikroskopische Untersuchung am lebenden Tier volle Klarheit bezüglich des Leuchtvorganges schaffen wird; daß dann auch eine Entscheidung zugunsten einer der geäußerten Ansichten getroffen werden kann, ob *Amphiura squamata* intracelluläre bzw. intraglanduläre Luminescenz besitzt oder extracelluläre.

II. Funktion der Tentakel und Kletterfähigkeit.

A. Spezieller Teil.

Eine 1904 erschienene Arbeit von Östergren behandelt die Funktion der Tentakel bei den Schlangensternen. Er beobachtete, daß der nordischen *Ophiocoma nigra* ein bedeutendes Klettervermögen eigen ist. Beim Klettern geschieht die Fortbewegung hauptsächlich durch Bewegungen der Arme, während die Füßchen wesentlich nur Anheftungsmittel sind. Bei einem Besuch der biologischen Station zu Drontheim konnte Östergren weiterhin feststellen, daß *Amphiura chiajei*, *Ophiopholis aculeata* und *Ophiura albida* imstande waren, auf glatten Glasscheiben zu klettern. — Durch Östergrens Arbeit angespornt, schenkte ich in Neapel der Fortbewegung der Ophiuren Beachtung, und suchte nach den Ursachen der Kletterfähigkeit, bei der mir die Tentakel die größte Rolle zu spielen schienen. Ich beobachtete, daß die Amphiuren: *filiformis*, *chiajei* und *squamata*, sowie *Ophiocnida brachiata* an der Wand eines Becherglases nach oben kletterten. Dabei fiel mir ein Unterschied in der Tentakelstellung auf. Während nämlich *Ophiocnida* hauptsächlich die Spitze und ihr naheliegende Stellen der kurzen, gedrungenen Tentakel rundum an die Glaswand zu bringen scheint, spreizen die Amphiuren, vor allem die beiden erstgenannten größeren Arten, meist die sehr langen Füßchen nach außen zur Seite und bringen die innere, der Ventralseite zugekehrte Hälfte derselben an das Glas. Für ein Festsaugen im Sinne Östergrens 1904, S. 563, scheint mir aber wenig Wahrscheinlichkeit vorhanden, wie anatomische und histologische Untersuchung zeigt; beim kletternden Tier wird kein Hohlraum an den Papillen oder der Füßchenspitze gebildet, wovon man sich durch die Lupe überzeugen kann. Dagegen sind die Füßchen vieler Arten oft klebrig; sie müssen also imstande sein, Secret oder Schleim abzusondern, eine Eigenschaft, die bisher geringe Beachtung fand.

Fräulein STERZINGER gelang es nun jüngst, in den Tentakeln von *Amphiura squamata* und von *Ophiothrix fragilis* Schleim festzustellen. Sie nimmt an, daß der Schleim von den gewöhnlichen Epithelzellen insgesamt ausgeschieden werde und sich in den Intercellularen sammele. Auf diese Art seien ihre Beobachtungen am lebenden Tier, Macerationspräparate und Schnitte ohne große Schwierigkeit einheitlich zu erklären. — Immerhin wäre dieser Weg der Natur, wie Verfasserin selbst zugibt, ein etwas ungewöhnlicher; vgl. 1907, S. 372. — In der Tat sind jedoch bei fast allen von mir untersuchten Formen echte Drüsen- bzw. Schleimzellen in den Füßchen vorhanden, die bedeutende Größe erreichen können, wie wir gleich sehen werden.

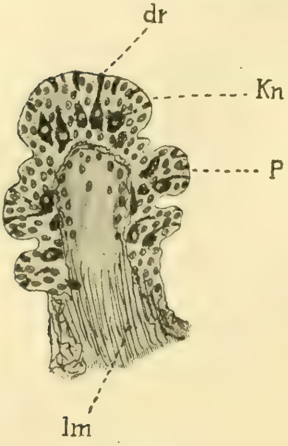
Aus später zu rechtfertigenden Gründen möchte ich mit der Besprechung der dritten Familie, den Amphiuridae, siehe oben S. 305, beginnen. An erster Stelle steht dort

Ophiopholis aculeata.

Von dieser Form teilt ÖSTERGREN, op. cit., S. 564, mit, daß die Sinnesknospen noch stärker wie bei *Ophiothrix* entwickelt seien, und »an den Füßchen dichtgestellte, fast stachelförmige Papillen bilden, deren Länge kaum geringer ist, als der Diameter des dünnen ausgestreckten Füßchens«. Sehen wir uns nun einen mit Thionin behandelten Schnitt durch ein Füßchen an, so fallen uns am unteren Ende jeder Papille, dort, wo stark verdicktes Epithel und darunterliegendes Bindegewebe aneinander grenzen, große, oft undurchsichtige Flecke auf. Je nach Fixierung und Konzentration der Thioninlösung ist ihre Farbe tief rötlichviolett oder mehr ins Blau übergehend. Mit Mucikarmin nehmen sie eine rote Farbe an, während umliegendes Gewebe kaum tingiert wird. Von diesen Flecken ziehen dünne, feine Stränge zwischen den Epithelzellen durch zur Spitze der Papillen hin und endigen dort, nachdem sie eine kleine Verdickung erfahren haben. Wir haben Schleimzellen mit wohlentwickeltem Ausläufer vor uns. Der Inhalt ist ziemlich homogen, selten wenig gekörnt und färbt sich meist so energisch, daß ein Kern nicht immer zu erkennen ist. Letzterer ist groß, rundlich, wenig granuliert, und liegt fast immer etwa in der Mitte der Zelle. Im allgemeinen Habitus erinnern diese Zellen vielfach an die im ersten Teil beschriebenen Leuchtzellen der Stacheln. — Derartige Drüsenzellen sind in den Füßchen aller von mir untersuchter Arten dieser und der folgenden sechsten, siebenten und neunten Familie vorhanden. In Lage, Verbreitung und Form treten mannigfache Modifikationen auf, welche ein näheres Eingehen rechtfertigen.

Ophiactis virens.

Eine Abbildung des Füßchens bringt Simroth 1876, in seiner umfassenden Monographie dieser Art; vgl. Taf. XXXIV, Fig. 38. Er unterscheidet S. 487 zwischen dem Knopf, dem mehr oder weniger abgerundeten Ende der Tentakel, und den Papillen. Die nebenstehende Textfigur zeigt den Verlauf der Drüsengänge; es bezeichnet *Kn* den Knopf, *P* die seitlichen Papillen, *dr* eine Drüse. — Die Drüsen sind überaus zahlreich, und in den Mundfüßchen, wenn möglich noch stärker ausgebildet, wie in den Armfüßchen. Bei unserm Tier bleibt die Fähigkeit, Drüsen zu bilden, aber nicht auf das Epithel der Tentakel beschränkt; die Kieferplatte und die inneren Mundpapillen weisen ebenfalls Drüsen auf, deren Zellkörper an der Basis der Epithelschicht zu liegen pflegt.



Textfig. 1.
Ophiactis Zeiss, D, Oc. 2.

Amphiura filiformis und *chiajei.*

Bei diesen Arten, auf deren merkwürdige Kletterweise ich oben bereits hinwies, ist die Verteilung der Schleimdrüsen abweichend. Betrachten wir die Fig. 19 und 20, Taf. XII, welche den Basalteil eines ausgestreckten und eines eingezogenen Füßchens von *Amphiura filiformis* zur Darstellung bringen. Zwecks leichteren Zurückziehens finden wir bei beiden Arten eine Epidermisfalte, wie eine solche für *Amphiura squamata* von Sterzinger, 1907, S. 362 und Taf. XXIII, Fig. 2, beschrieben wird. Jedoch ist dieselbe bei den größeren Arten nicht annähernd so stark ausgebildet wie bei *squamata*, verschwindet vielmehr bei ersteren beiden fast vollkommen, wenn das Füßchen stark ausgestreckt ist. Die Epidermisfalte ist im Besitze sehr kräftiger Drüsen; im übrigen finden wir solche nur an dem inneren, der Ventralfläche zugekehrten Teil der Füßchen auf ziemlich schwache Papillen verteilt bis gegen die Füßchenspitze hin, die selbst in der Regel fast frei von Schleimdrüsen ist. Die genannte Epidermisfalte legt sich bei ausgestrecktem Füßchen um, so daß die Drüsenöffnungen nach außen gehen, vgl. die Figuren. Die der Ventralfläche des Armes abgewandte, den Stacheln zugekehrte Hälfte der Füßchen fand ich stets schwächer entwickelt mit verhältnismäßig dünner Epithelschicht, ohne Papillen und ohne Drüsen. Im Querschnitt durch ein Füßchen bildet die mit Drüsen versehene Region also etwa einen Halbring an der Innenseite.

Aus dieser Anordnung ist aufs deutlichste zu erkennen, daß die Drüsen bei dem eigentümlichen Klettern eine Hauptrolle spielen, da die Tiere stets die Innenseite der Tentakel und eventuell Teile der Ventralfläche mit der Kletterfläche in Berührung bringen. Die Mundfüßchen hingegen und einige der nächstfolgenden großen Armfüßchen im Bezirk der Scheibe sind ganz ringsum überreich mit Drüsenzellen ausgerüstet, welche eine Dicke von 0,008—0,01 mm besitzen bei einem Kerndurchmesser von 0,005 mm. Ferner ist das gesamte Epithel der Ventralseite, vornehmlich wieder, wie bei *Ophiactis*, das Epithel der Mundteile, von Drüsengängen durchsetzt. Die Zellen selbst liegen meist tiefer, oft sogar im eigentlichen Bindegewebe der Kalkgrundsubstanz. — An Schnitten läßt sich mitunter erkennen, daß die Ausführungsgänge der Drüsen sich nach außen ein wenig verdicken, plötzlich enger werden und eine ich möchte sagen becherförmig sich erweiternde Mündung haben, wie wir das bei *Ophiocnida* deutlicher sehen werden.

Amphiura squamata.

Ich muß bei dieser Art nochmals etwas näher auf die Arbeit von Frl. Sterzinger, 1907, eingehen. Meine Auffassung bezüglich der Ursache der Luminescenz habe ich oben klargelegt. Es handelt sich hier lediglich um die Weise der Schleimentstehung und -aufspeicherung im Füßchen. Schon die Befunde an den andern untersuchten Arten, vornehmlich an den eben genannten Amphiuren, machen es höchst unwahrscheinlich, daß hier plötzlich ein ganz verschiedener Weg zur Erreichung desselben Zieles beschritten werde. Bei *Amphiura squamata* soll nach genannter Verfasserin der Schleim von den Zellen des äußeren Epithels an der Spitze der Füßchen insgesamt secerniert werden, sich in den Intercellularräumen sammeln und durch bestimmte Öffnungen in kleinen Papillen am vordersten Ende des Füßchens ausgestoßen werden; op. cit., S. 380, sowie Fig. 6, 7, Taf. XXIII. — In der Tat liegen die Verhältnisse hier genau so wie bei den andern Arten; eine Besonderheit bieten nur die Ausführöffnungen, deren Struktur ich der Beschreibung Sterzingers S. 362 entsprechend fand. Allerdings ist ein Eindringen in den histologischen Bau hier erschwert durch die Größe und dichte Lagerung der Epithelkerne. Dennoch gelingt es an günstigen Stellen, den Ausführgängen ins Innere zu folgen. Beim ganz eingezogenen Füßchen stoßen wir etwa in Höhe der Epidermisfalte auf die eigentlichen Drüsenkörper, vgl. Fig. 5, Taf. XI. Dieselben sind auf eine kleine Region beschränkt, die Ausführgänge laufen einander ziemlich parallel zu ihren einzelnen Papillen. Würde es sich um ganz beliebige Intercellularräume und nicht um bestimmte Bahnen handeln, so wäre schwer eine Erklärung zu finden, warum der von der Gesamtheit der Epithelzellen produzierte Schleim sich regelmäßig gerade vor den bestimmten Öffnungen sammelte und nicht auch an beliebigen andern Stellen. — Daß der Schleim jedesmal unmittelbar vor einer Öffnung, wie bei allen andern Arten, so auch hier, sich in größerer Menge ansammelt, daß der zur Peripherie führende Strang sich in deren Nähe verdickt, scheint mir einen praktischen Zweck zu haben; den Tieren steht, dank dieser Einrichtung, zum Anheften augenblicklich eine größere Menge von Klebesubstanz zur Verfügung, als wenn dieselbe erst durch den dünnen Gang hervorgepreßt werden müßte.

Selten sind mir bei *Amphiura squamata* Schleimdrüsen zu Gesicht gekommen, welche nach den Füßchenseiten Ausführgänge entsenden, wie das bei beiden vorherbesprochenen Arten in der Regel der Fall ist. Vielmehr ziehen im allgemeinen sämtliche Schläuche zur Tentakelspitze. Waren aber seitliche Mündungen vorhanden, so lagen dieselben auch stets nach innen, d. h. der Ventralfläche zugewandt, niemals nach außen hin, wohl aus dem gleichen Grunde, daß die Außenseite seltener mit einer etwaigen Kletterfläche in Berührung gebracht wird. In Fig. 5, Taf. XI sehen wir zwei solcher seitlicher Drüsengänge an der Epidermisfalte, während die übrigen zur Füßchenspitze ziehen.

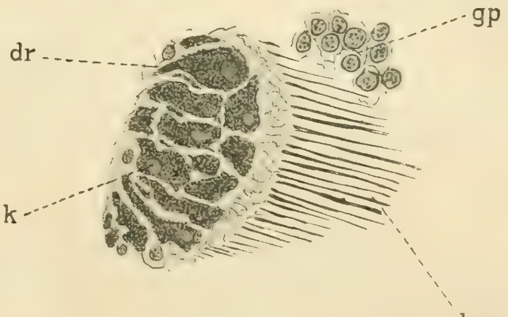
Laut einer brieflichen Mitteilung MANGOLDS können die frühzeitig der Mutterscheibe entnommenen Jungen sofort an einer Glaswand hochklettern. Es steht dies in Einklang mit meinen Befunden, daß bereits bei jungen Tieren von $1^1/_2$—3 mm Armlänge die Füßchen mit Schleimdrüsen und Gängen, allerdings in schwächerer Entwicklung wie bei den Alten versehen sind. Auch nach STERZINGER, 1907, S. 373, zeigte sich an eben ausgeschlüpften Tieren »mit Thionin eine rötliche Färbung am terminalen Ende der Füßchen, die auf bereits vorhandenen Schleim hinwies.«

Ophiocnida brachiata.

Diese Ophiure, deren Füßchen nebst Verteilung der Drüsen Fig. 21, Taf. XII zur Anschauung bringen soll, läßt den histologischen Bau der

Zellen und Gänge in allen Einzelheiten aufs schönste erkennen. Eine ungemein starke Ansammlung von Drüsenzellen findet sich zunächst im Basalteil des Füßchens, gleich an der Austrittsstelle desselben. Es besteht dort ein Halbring an der Innenseite, d. h. an der Hälfte des Tentakels, welche der Ventralplatte benachbart ist. Die Drüsen dieses Halbringes sind sehr gedrungen gebaut, liegen dicht an- und übereinander und haben kurze Ausläufer. Ihre Kerne sind in mittleren Armteilen selten und undeutlich zu erkennen.

Weiter zur Spitze der einzelnen Füßchen hin besitzt jede Papille in ihrem unteren Teil viele Drüsen von unregelmäßig rundlicher Gestalt, wie Fig. 4, Taf. XI bei etwa 1000 facher Vergrößerung zeigt. Verlauf und Bau des ausführenden Ganges ist zunächst einfach und dünn, verbreitert sich dann langsam, verengt sich plötzlich wieder sehr stark unmittelbar vor der Mündung und bildet hier eine kleine Ausbuchtung, die man häufig noch mit Secret gefüllt antrifft. Ähnliche Verhältnisse fanden sich, wie oben erwähnt, bei *Amphiura filiformis* und *chiajei*. Die Größe der Drüsenzellen von *Ophiocnida* beträgt etwa 0,008 mm; des Kernes 0,004 mm.



Textfig. 2.
Ophiocnida. Drüsenzellen des Halbringes. ZEISS, F, Oc. 4.

Besonders kräftig entwickelt zeigen sich alle Drüsen an den Füßchen der Armspitze, wo auch der Halbring der Füßchenbasis ungemein charakteristisch hervortritt. Nebenstehende Textfig. 2 zeigt Drüsen des Halbringes in typischer Ausbildung. Wir bemerken in einigen der Drüsen, *dr*, deutlich die Kerne, *k*; seitlich ist angeschnittene Längsmuskulatur des Füßchens mit *lm* bezeichnet. *gp* sind Zellen des Ganglion pedale, welches in distalen Armteilen sehr nahe an dem Drüsenkomplex liegt. — Bei den Mundfüßchen, die im übrigen mit den Armfüßchen übereinstimmen, habe ich den basalen Drüsenhalbring vermißt. Das ventrale Epithel der Scheibe ist von Schleimzellen gänzlich frei.

Ophiopsila annulosa und *aranea*.

Seltsam erscheint es mir, daß es mir nie gelungen ist, an den Füßchen dieser beiden Arten Schleim- oder Drüsenzellen mit wünschenswerter Sicherheit nachzuweisen. Ich habe zu dem Zweck jede mögliche Tinktion angewandt, ohne aber ganz deutliche Bilder zu erhalten. In meiner früheren Arbeit über die Ophiopsilen beschrieb ich die Füßchen und bildete Papille und Nervenverlauf ab; 1908 a, S. 189; Fig. 10, Taf. X. Ich glaubte dort einzelne, deutlich sich abhebende Zellen an der Peripherie der Papillenspitze als Sinneszellen bezeichnen zu müssen. Es sind lange, schlauchförmige, nach innen sich verdünnende Zellen, deren gestreckte Kerne an der Basis lagern. Durch die Bearbeitung weiteren Materials, und vor allem durch Beobachtungen an *Ophiothrix*, wurde ich schwankend, ob meine damalige Auffassung die richtige gewesen sei, und ob wir es nicht auch hier mit Drüsenzellen zu tun hätten. Für letzteres habe ich aber keinerlei sichere Anhaltspunkte gefunden; die fraglichen Zellen reagieren auf viele Farbstoffe gar nicht, auf Thionin nur schwach und mit etwas anderm Ton, wie die sonstigen Drüsenzellen. Am deutlichsten werden sie durch Eisenhämatoxylin-Rubintinktion. Mucikarmin hatte geringe Wirkung. Immerhin liegt die Möglichkeit vor, daß es sich, trotz schlechter Reaktion auf Färbemittel, dennoch um Drüsen von etwas andrer Secretion handelt; Mangold bezeichnet nämlich die Füßchen von *Ophiopsila* als klebrig, sagt auch, beide Arten seien ziemlich geschickte Kletterer; ich habe leider niemals eine kletternde *Ophiopsila* beobachten können.

Ophiocoma.

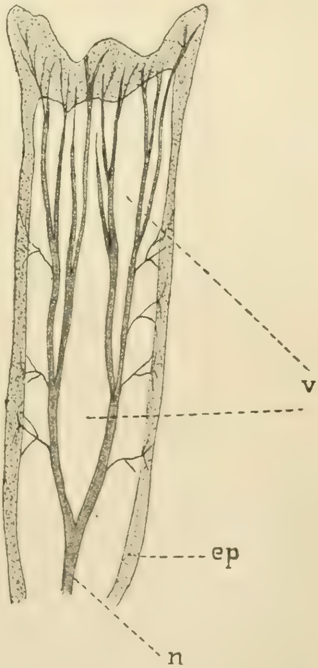
Aus der Gattung *Ophiocoma* standen zwei Arten zu meiner Verfügung, *Ophiocoma scolopendrina* von den Wallisinseln und *Ophiocoma nigra*. Beide Arten sind mit äußerst kräftigen Füßchen versehen; diese sind ringsum mit Papillen besetzt, welche aber niemals die Größe der Papillen von *Ophiothrix* oder *Ophiopholis* erreichen. Das Ende der Füßchen ist, wie bereits Östergren, 1904, S. 561, sagt, etwas verdickt und abgerundet. Derselbe Verfasser beobachtete gerade *Ophiocoma nigra* in Hinsicht auf ihre Bewegungen; sie bewegt sich nach ihm gewandter und schneller als irgend ein andres beobachtetes Echinoderm, klettert an vertikalen Glasscheiben hoch und läuft förmlich auf glatten Scheiben. — Ich war hiernach durchaus nicht überrascht, als ich durch Schnitte feststellen konnte, daß bei beiden *Ophiocoma*-Arten die Muskulatur der Füßchen auffallend stark entwickelt ist, und daß vor allem wieder überall im Epithel der Füßchen die kräftigsten Secretzellen vorhanden sind.

Die Art und Weise der Bewegung schildert Östergren weiterhin wie folgt: »Die Füßchen strecken sich in der Richtung der Locomotion vor, befestigen sich an der Wand, lösen sich wieder, wenn der Arm ihre Anheftestelle passiert hat, und strecken sich dann sofort wieder nach vorn. Durch Kontraktion, wie das bei Asteriden der Fall ist, wirken die Füßchen nur sehr wenig und selten mit.« ÖSTERGREN schreibt nun dieser und andern Arten die Fähigkeit zu, sich festzusaugen.

Daß letzteres der Fall sei, bezweifelt bereits Frl. STERZINGER, op. cit., S. 379, und auf Grund der bisherigen von uns aufgezählten histologischen Befunde scheint mir nur ein Ankleben in Frage zu kommen, da keine Spur einer Saugscheibe vorhanden ist, wohl aber überall, und zwar in größter Menge, secernierende Zellen bestehen. Im folgenden allgemeinen Teil komme ich ausführlicher auf den Gegenstand zurück.

Ophiomastix annulosa.

Dies ist die einzige Ophiurenart, bei welcher schon seit längerer Zeit, wie ich bereits in der Einleitung bemerkte, Drüsen festgestellt worden sind. HAMANN fand dieselben in den auffälligen, dieser und einigen andern Gattungen zukommenden, Keulenstacheln, 1889, S. 29. Dank der Liebenswürdigkeit von Geheimrat LUDWIG konnte ich diese Art ebenfalls untersuchen. Ich entkalkte die ganzen, ungemein kräftigen Stacheln und stellte Längs- und Querschnitte her. Die Befunde HAMANNS und LUDWIGS kann ich nur bestätigen; es handelt sich um tiefgehende Drüsenzellen, die, soviel ich erkennen konnte, auch zuweilen verzweigt und mehrkernig sind. Ergänzend möchte ich nur hinzufügen, daß solche Drüsen nicht nur am obersten Teil des Stachels, sondern ganz ringsum in dem überall mächtig verdickten Epithel vorkommen. Die Innervierung der Epithelschicht ist so stark, wie ich sie sonst nirgends angetroffen. Die Nervenfasern ziehen teils zu den Drüsenzellen, verbreiten sich aber auch durch das ganze Epithel. Der Inhalt der



Textfig. 3.
Ophiomastix. Schema des Nervenverlaufs im Keulenstachel

Drüsen ist andrer Natur, wie der der Füßchendrüsen; er reagiert in sehr geringem Maße auf Thionin und Mucikarmin. Ich schließe mich HAMANNS Ansicht an, daß wahrscheinlich ein Giftsecret zur Abwehr ausgeschieden wird; außerdem aber dürften die Stacheln vermöge ihrer Größe und starken Innervierung als Tastorgane dienen. Da auch der Verlauf des Hauptnerven im Stachel abweicht, möchte ich mit ein paar Worten auf die Verhältnisse eingehen. Im allgemeinen zieht bekanntlich durch die bindegewebige Achse des Stachels ein mehr oder weniger solider Nervenstrang, der seitlich feine Ausläufer entsendet. Bei unsrer Art ist die Verkalkung des Bindegewebes so weit nach innen fortgeschritten, daß für einen soliden Strang kein genügender Platz vorhanden wäre. So sehen wir in der obenstehenden Textfig. 3, daß der Hauptnerv sich kurz nach dem Eintritt in den Stachel in zwei Äste gabelt; jeder von diesen teilt sich kurz darauf wiederum und so fort, so daß endlich ein reguläres dichotomisches System zustande kommt. Zum Seitenepithel werden hin und wieder feinere Zweige abgegeben; die Hauptinnervation aber geht zum Epithel der Spitze. Der Hauptnerv ist mit *n*, das Epithel mit *ep*, die Masse der ganz verkalkten Grundsubstanz mit *vb* bezeichnet.

Was die Füßchen von *Ophiomastix* anbetrifft, so unterscheiden sie sich wenig von denen der vorhergehenden Art. Sie sind kräftig gebaut, zeigen starke Längsmuskulatur und zahlreiche Papillen. Ihr Epithel ist fast überreich mit Drüsengebilden durchsetzt, welche den typischen Bau zeigen: Die Drüse selbst in der Tiefe des Epithels gelegen und mit ziemlich kleinem Kern versehen, entsendet einen verschieden langen Ausläufer durch das Epithel, welcher vor seiner Mündung eine schwache Verdickung erfährt.

Ophiothrix echinata und *fragilis*.

Es waren hauptsächlich diese beiden Arten, welche mich zunächst zu einer Neuuntersuchung der Tentakel aller mir erreichbarer Ophiuren brachten. Von beiden stellte ich Macerationspräparate frischer Tiere und zahlreiche Schnitte her. Das Resultat war ein doppeltes: ich fand zuerst dieselben Schleimzellen, wie wir sie bei den andern Arten kennen lernten; dann aber traten ferner bei Thionin-Säurefuchsin-Färbung in der Mitte jeder Papille lange, schlauchförmige, mit rötlichen Körnchen gefüllte Gebilde auf. Mit den bisherigen Beschreibungen konnte ich meine Befunde nicht ganz in Einklang bringen. HAMANN schilderte 1889, S. 21 die von ihm Sinnesknospen benannten Papillen und bildete sie ab, Taf. IV, Fig. 3 u. 4. Desgleichen stellt er sie 1900, Taf. VI, Fig. 3 u. 4 dar und sagt S. 818 unter anderm: »Ihre Gestalt kann mit der eines Kegels verglichen werden. Die Spitze, die etwas kugelig aufgetrieben ist, läßt noch an Spirituspräparaten feine Stäbchen erkennen, die Sinnesborsten. Der vordere Abschnitt dieser Sinnesknospen zeigt eine Längsstreifung; unterhalb derselben sind Kerne in mehreren Reihen übereinander angeordnet, die zu fadenförmigen Sinneszellen gehören, die in einer kaum hervortretenden Anschwellung ihrer Zellsubstanz den Kern tragen.«

Von den feinen Stäbchen oder Sinnesborsten fand ich weder bei Macerations- noch bei Schnittpräparaten je eine Andeutung. Auch Cuénot sagt 1891, S. 517 diesbezüglich: »je n'ai pu voir de cils vibratiles sur celle-ci«, stimmt aber im allgemeinen Hamann bei. Er fügt dann hinzu: »Dans les préparations colorées à la safranine, on remarque sur un grand nombre de papilles des corpuscules fusiformes, vivement colorés en rouge, de forme variable, placés entre les filaments cellulaires.«

Betrachten wir nun unsre Fig. 6, 7 und 8, Taf. XI, welche eine ganze Papille im Längs- und Querschnitt, sowie die Hälfte einer Papille im Längsschnitt, letztere sehr stark vergrößert, darstellen. Von Thionin violett tingiert, bemerken wir zunächst die uns schon von andern Arten wohlbekannten Drüsenzellen in typischer Ausbildung. Diese wurden von Hamann und Cuénot infolge der andern angewandten Färbemittel übersehen. Jüngst fand sie Sterzinger, op. cit. S. 374 und Fig. 9, Taf. XXIII, jedoch nur teilweise bereits auf. Es entgingen ihr nämlich hier wie bei *Amphiura* die tief im Innern gelegenen Zellkörper der Drüsen. Diese liegen am Grunde der Papillen, und zwar stets peripher kreisförmig angeordnet, wie aus dem Querschnitt Fig. 7 ersichtlich ist. Sterzinger fand nur die oberen Teile der Ausführgänge und hielt die Epithelzellen insgesamt für Schleimproduzenten, op. cit. S. 375.

Die Drüsenzellen sind im allgemeinen langgestreckt und besitzen einen undeutlich sichtbaren Kern zumeist in ihrer Mitte. Die Dicke der Zellen beträgt etwa 0,006—0,008 mm, der Durchmesser des Kernes 0,004 mm. Wie immer verdickt sich auch hier der letzte Teil des Ausführganges allmählich. Es fiel mir auf, daß Sterzinger in Fig. 9 die Papillen wie Hamann mit langen Sinneshaaren versehen zeichnet; im Text tut sie der letzteren keine Erwähnung. Genau an den Stellen nämlich, an welchen Hamann die fadenförmigen Sinneszellen mit ihren Borsten sah, liegen eigenartige, schlauchförmige Gebilde mit intensiv rotem Inhalt. Während die peripheren violetten Zellen fast niemals körniges, sondern hauptsächlich homogen schleimiges Secret zeigen, bergen diese mittleren Schläuche, die an der Spitze des etwas aufgetriebenen Papillenköpfchens münden, ausschließlich gröbere, unregelmäßig verteilte Körnchen, welche Säurefuchsin rasch annehmen. Bei stärkerer Vergrößerung, Fig. 8, heben sich die etwas verbreiterten Endteile der Schläuche durchsichtig glashell ab; ins Innere der Papillen hinein führen Körnchenbahnen, welche sich im einzelnen schwer verfolgen lassen. Sie enden zwischen der Mitte der Papille und dem unteren Papillenende in kleineren oder größeren Ansammlungen und Haufen. Ob wir diese Ansammlungen als Einzelzellen anzusprechen haben, oder ob sie bestimmten Zellgruppen zugehören, darüber konnte ich mir kein Urteil bilden. Unstreitig haben wir hier CUÉNOTS »corpuscules fusiformes«, vgl. oben 1891, S. 517, vor uns, die er zwischen den Zellfilamenten wahrnahm.

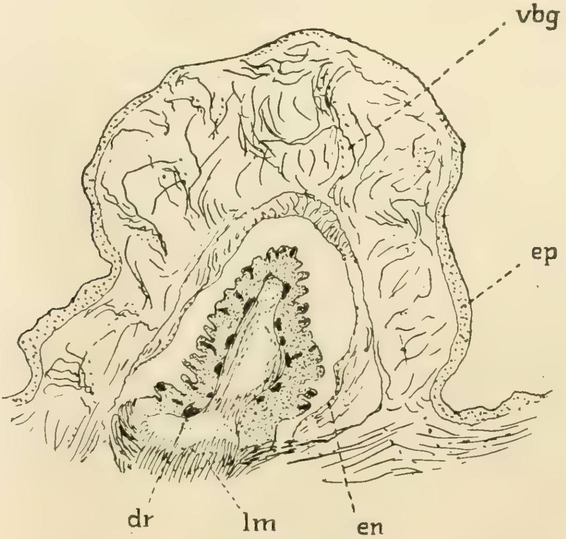
Ich bin der Ansicht, daß es sich wieder um Drüsen, keinesfalls aber um Sinneszellen handelt. Welcher Art aber diese von den Schleimdrüsen so überaus verschiedenen Gebilde sind, ist mir unklar geblieben. Ob sie etwa der Verteidigung, oder einem ähnlichen Zweck dienen, würden nur Experimente am lebenden Tier dartun können. Daß die roten Drüsen und die violetten etwa verschiedene Zustände in der Drüsentätigkeit sind, wie ich zuerst annahm, ist ganz ausgeschlossen. Beide Drüsenarten bleiben nämlich überall auf die bestimmten Stellen beschränkt; die einen bilden die Mitte und münden auf dem Köpfchen der Papille, die andern liegen im Kreis ringsum. Niemals findet man Übergänge zwischen ihnen; stets ist die Färbung eine ausgesprochen hellrote bzw. violette, stets der Inhalt jener körnig, der dieser schleimig. Außerdem finden sich in dem gesamten Epithel der Ventralfläche der Scheibe, sowie der Mundteile wohl die violetten, niemals aber rote Gebilde, welch letztere ausschließlich den Füßchen zukommen. — Die vom Längsnerv der Füßchen abgehenden Nervenstränge fand ich nicht annähernd so ausgesprochen in Äste und Zweige gegabelt, wie HAMANNS vielleicht etwas schematisierte Abbildungen zeigen. Vielmehr ähneln die Bilder der Nervenausstrahlungen von *Ophiothrix* der von mir 1908, Taf. X, Fig. 10 gegebenen Zeichnung von Papillen der *Ophiopsila*.

Nach den allgemeinen Befunden sind mir Zweifel aufgestiegen, ob die Füßchen bzw. Papillen der vorstehend beschriebenen Arten überhaupt an erster Stelle eine so große Rolle bei der Sinnestätigkeit spielen, wie das bisher angenommen wurde, ob wir sie also mit vollem Recht als reine Sinnesknospen bezeichnen können, oder ob nicht etwa eine andre Funktion, nämlich die locomotorische, bei weitem den Vorrang hat.

Gorgonocephalus arborescens.

Wir wenden uns nunmehr der neunten Familie zu, aus der mir leider nur obige Art zur Untersuchung vorlag. War das Material auch nicht hinreichend konserviert, um einen Einblick in feine histologische Einzelheiten zu gewähren, so ließ sich doch manches mit wünschenswerter Genauigkeit feststellen.

Im Bereich der Scheibe, sowie an den proximalen Armteilen bemerken wir an den Stellen, wo die Füßchen austreten müssen, kugelförmige größere und kleinere Gebilde; vgl. Lymann, 1882, Taf. XXXVI, Fig. 19 *r*. Nähere Untersuchung ergibt, daß es sich um ziemlich stark verkalkte Epidermisbildungen handelt, welche die Füßchen als Schutzeinrichtung umhüllen. Schneiden wir eine der Kugeln, so erhalten wir ein Bild, wie es in untenstehender Textfigur wiedergegeben ist. Das kugelförmige Gebilde zeigt außen ein hohes Epithel *ep*, wie Cuénot es bereits 1891, S. 348 für Scheibe und proximale Armteile beschreibt. Am oberen Pole wird das Epithel schwächer und verschwindet stellenweise ganz. Bei jungen Tieren dürfte es vorhanden sein, aber bald abgenutzt werden, wie ja auch das Epithel der Armspitzen sich abnutzt und diese später nackt erscheinen. Nach innen zu folgt auf das Epithel eine mächtig entwickelte, verkalkte Bindegewebslage *vbg*, und endlich



Textfig. 4.

Gorgonocephalus. Füßchen in Schutzhülle. Erklärung im Text. Zeiss, A, Oc. 2.

ein einschichtiges dünnes Endothel *en*. In dem zu Beginn der Arme fast ganz umschlossenen Raum der Kugel — es gelang mir nur unter Schwierigkeit, hier die kleine Austrittsöffnung zu finden — liegt das Füßchen. Weiter distal ist stets für letzteres am oberen Pol der Kugel eine größere Öffnung leicht wahrzunehmen. Gegen die Armspitzen zu verschwindet die Kugelbildung sehr bald vollständig, und die Füßchen liegen frei.

Sehen wir nun bereits in umstehender Figur überall am Füßchen mit *dr* bezeichnete Secretansammlungen, so nehmen diese, je weiter wir uns von der Scheibe entfernen, um so mehr zu. An den Armenden sind sie in einer Häufigkeit vorhanden, wie kaum bei einer der vorhergehenden Arten. Die Produktion des Schleimes scheint in ähnlichen Zellen vor sich zu gehen, wie bei jenen. Die Längsmuskulatur *lm* ist ziemlich stark entwickelt, den Nervenverlauf konnte ich leider nicht sicher verfolgen. — Cuénot sagt von dem starken Epithel der Scheibe und des Armbeginns 1888, S. 36: je n'ai pu voir, s'il contenait des cellules glandulaires. Ich fand gleichfalls keine Drüsen in diesem Epithel. Dieselben scheinen nur auf die Füßchen beschränkt zu sein.

So finden wir also *Gorgonocephalus* aufs beste für seine kletternde Lebensweise — die Tiere leben vorzüglich auf Hornkorallen — ausgerüstet; die fein verzweigten, beweglichen Armspitzen, die an den ganzen Armen zahlreich anwesenden Häkchen zum Anklammern, endlich die drüsigen Füßchen bieten jede mögliche Hilfe und Unterstützung. Östergren, 1904, S. 564, glaubt allerdings, daß gerade bei den Astrophytiden die Füßchen kaum mehr eine locomotorische Rolle spielen. Die Drüsen jedoch, die ebenso wie bei den meisten andern Ophiuren ausgesprochene Schleim-, nicht Giftdrüsen sind, scheinen mir wohl auf eine starke Verwertung der Füßchen bei Locomotion und Anhaften hinzuweisen.

Ophiomyxa pentagona.

Eine eigenartige Stellung, wie im System, so auch in bezug auf ihre Drüsen nehmen die *Ophiomyxa*-Arten ein. Ich möchte sie an dieser Stelle besprechen, weil sie in gewissem Sinne einen Übergang bilden von den bislang erwähnten Arten zu den folgenden. Trafen wir bei den vorigen regelmäßig in den Füßchen Drüsen und Secret an, so fehlt dieses fast ebenso regelmäßig bei den weiteren Vertretern dieser achten, sowie der ersten und zweiten Familie.

Ziehen wir eine lebende *Ophiomyxa* aus dem Wasser, so ist dieselbe über und über mit einem etwas weißlichen, klebrigen Schleim bedeckt.

Dieser stammt aus Drüsen, welche über die gesamte Körperhaut des Tieres in Mengen zerstreut liegen. Ich stellte sie zuerst mittels Thionin fest und konnte sie dann durch Mucikarmin bestätigen. Bisher entgingen sie meines Wissens der Beobachtung, da sie sich andern Farbstoffen gegenüber fast ganz indifferent verhalten. Hamann gab 1889, Taf. V, Fig. 5, sowie in Bronns Klassen und Ordnungen, 1900, Taf. II, Fig. 15, einen Schnitt durch die Körperhaut von *Ophiomyxa pentagona* wieder, ohne Drüsenzellen darzustellen. Die gleiche Abbildung brachten Delage und Hérouard noch 1903, S. 111.

Die Drüsenzellen sind meist gedrungen gebaut, oft aber auch lang ausgezogen; im ersteren Falle gehören sie ganz dem Epithel an, im letzteren selteneren Fall reichen sie tief ins Bindegewebe hinein. Ihr Inhalt ist homogen schleimig, gänzlich körnchenfrei; lange Ausführgänge sind nicht vorhanden; die Cuticula wird in einer kurzen feinen Spitze durchbrochen, wie aus Fig. 24, Taf. XII leicht zu ersehen ist. Auffällig ist stets eine große Ansammlung von Kernen in der Nähe der Basis dieser Zellen. Zuweilen scheint es als ob diese Kerne, die übrigens den Kernen des Epithels gleichen, im Innern der Drüse lägen, oft hat man den Eindruck, die Kerne seien der Drüsenwand nur dicht angelagert. Sicherheit hierüber konnte ich nicht unbedingt erlangen. Ein unterscheidbares größeres Kerngebilde im Innern, wie wir es bei den Drüsen der andern Arten feststellen konnten, ist jedenfalls nicht vorhanden.

Demnach kann ich mir nur denken, daß eine ganze Anzahl von Epithelzellen sich am Aufbau der Drüse beteiligen. Diese würden ins Innere rücken, wie es ähnlich bei der Entstehung der Giftdrüsen von *Echinaster sepositus* der Fall ist. Während aber Barthels 1906, S. 640, an den Armspitzen von *Echinaster* die Bildungsweise der Drüsen verfolgen konnte, ist mir dies bei *Ophiomyxa* nicht gelungen. Jugendstadien waren nicht zu meiner Verfügung, und ich muß also vorläufig die Frage der Drüsenentwicklung unbeantwortet lassen. Durchschnittlich beträgt die Länge der Drüsen unsres Tieres 0,032 mm, kann aber auch oft viel erheblicher sein; die fast stets gleichbleibende Breite mißt 0,009 mm, der Durchmesser der Kerne 0,004 mm.

Interessant ist bei den *Ophiomyxa*-Arten der Schutz der Tentakel. Bekanntlich sind alle Teile, sogar die Stacheln, von der dicken, kalkhaltigen Körperhaut überzogen. So fand ich denn auch die Tentakel in einer rüsselförmigen Scheide liegen, welche in Fig. 23, Taf. XII ganz, in Fig. 22 im Längsschnitt mit dem im Innern gelegenen, zurückgezogenen Tentakel abgebildet ist. Während nun letzterer niemals eine

Spur von Schleimbildung oder Schleimzellen aufweist, finden wir die Scheide, besonders die Endlippen, mit Drüsenzellen förmlich übersät. Das Epithel der Tentakel ist überaus stark verdickt, der Längsnerv mit zahlreichen Ausläufern gut entwickelt. Dahingegen zeigt sich die Längsmuskulatur weniger kräftig ausgebildet.

Bei unserm Tier nun dürften die Tentakel sehr wenig oder gar nicht der Fortbewegung dienen, die meinen Beobachtungen nach äußerst gewandt nur mit Hilfe der geschmeidigen Arme bewirkt wird, indem diese schlängelnde Bewegungen machen. Der Tentakel ist reiner Tast- und Sinnesapparat, zum Festsaugen oder -kleben gänzlich ungeeignet. Das Vorhandensein der Scheide deutet darauf hin, daß wir es mit einer schutzbedürftigen, empfindlichen Einrichtung zu tun haben; der Tentakel kann auch nicht sehr weit aus der Scheide herausgestreckt werden, wovon ich mich oft am lebenden Tier überzeugte.

Daß der von den Drüsen der Körperhaut von *Ophiomyxa* ausgeschiedene Schleim andrer Natur ist, wie das Klebesecret der Füßchen der vorher besprochenen Arten, läßt sich in etwas bereits aus dem verschiedenen Verhalten gegen Farbstoffe schließen. Die Drüsen färben sich hier nämlich mit Thionin nicht rot- oder bläulichviolett, sondern bräunlich und reagieren auf Mucikarmin viel schwerer wie jene. — Genügt die mikrochemische Reaktion auf Farben allein auch nicht, um zu einer Gewißheit zu führen, so deutet doch alles darauf hin, daß wir bei *Ophiomyxa* ein Abschreckungs- und Schutzsecret annehmen müssen.

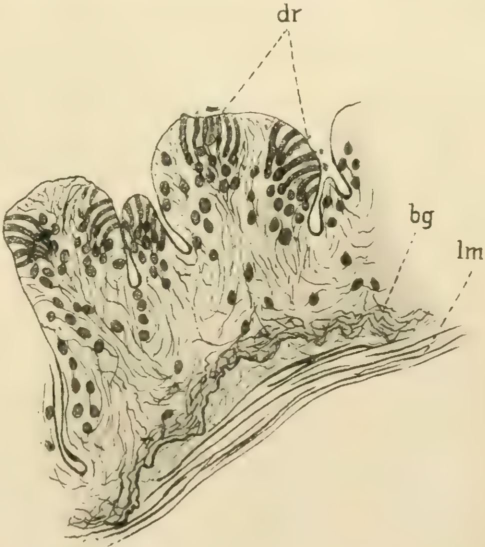
Aus den nunmehr zu besprechenden Familien, der ersten und zweiten nämlich, die unter dem Namen Brachyophiuren als Unterordnung zusammengefaßt sind, standen mir leider bedeutend weniger Arten lebend und zur histologischen Untersuchung zur Verfügung.

Die Tentakel dieser Arten entziehen sich im allgemeinen mehr der Beobachtung; sie sind außerordentlich gut geschützt, können meist ganz in den Radius, oder doch unter bestimmte Skeletplatten zurückgezogen werden, während das bei den zuerst besprochenen Nectophiuren nur teilweise zu geschehen pflegt. Diese Schutzeinrichtung tritt uns gleich bei den beiden Ophiodermen: *januarii* von Rio de Janeiro, und *lacertosum* = *longicauda* Retz von Neapel entgegen. Bei beiden Arten, besonders bei der letzteren, sind die Füßchen sehr klein. Auf Schnittserien zeigt sich der Bau derselben mit unbedeutenden Modifikationen der HAMANNschen Abbildung von *Ophioglypha albida* 1900, Taf. VI, Fig. 1, entsprechend. Besonders stark ist das Ganglion und der Längsnerv der Tentakel ausgebildet, verhältnismäßig viel stärker wie bei den im vorigen Abschnitt besprochenen Formen. Auffallend aber ist vor allem das gänzliche Fehlen jeder Drüsen und Secrete in Mund- und Armtentakeln.

Ebensowenig im Besitze von Drüsen ist die nun folgende Tiefseeform *Ophiomusium*, aus einer Tiefe von etwa 2300 Faden stammend. Bei ihr sind die Tentakel aufs alleräußerste reduziert; wir ersehen das deutlich aus Fig. 25, Taf. XII. Die Muskulatur ist ausnehmend schwach, das Epithel ziemlich gut entwickelt, aber nur an der Spitze sehr kernhaltig. Um so kräftiger tritt der Nervenzug sowie das Tentakelganglion in Erscheinung.

Ähnlich gebaut sind fernerhin die Tentakel der *Ophiura tumulosa*, welche gleichfalls der Tiefsee, etwa 2000 Faden, angehört. Auch ihr kommen keinerlei Drüsen zu; die ganzen Tentakel sind unansehnlich und schwächlich.

Etwas verweilen müssen wir bei *Ophiura ciliata* = *Ophioglypha lacertosa*, da diese Form ein ganz eigenartiges Verhalten zeigt. Sie ist nämlich die einzige der Brachyophiuren, bei der ich in den Tentakeln auf Drüsen traf; aber nicht alle Tentakel sind mit solchen versehen. Dieselben scheinen sich auf etwa die Hälfte der einzelnen Radien zu beschränken, und zwar auf die proximalen, der Scheibe anliegenden Hälften, während die Tentakel der Armspitzen der Drüsen ganz oder fast ganz entbehren. Auch ist die Basis und untere Hälfte jeden Füßchens frei von Drüsen, nur die distale Hälfte ist von ihnen besetzt. Ich gebe umstehend das Bild mehrerer Papillen eines nahe der Scheibe gelegenen Tentakels, mit ihren wohlausgebildeten Drüsen. Wir bemerken, daß die Drüsen *dr*, stets gruppenweise angeordnet sind, und



Textfig. 5.
Ophiura ciliata Papillen mit Drüsen. ZEISS. Obj. D, Oc. 4. Erklärung im Text.

daß auf jede Papille des etwa halb eingezogenen Füßchens eine bis drei derartiger Gruppen von verschiedener Größe kommen. Die einzelnen Secretzellen sind ziemlich lang gestreckt, reichen nicht sehr tief ins Innere und besitzen einen deutlichen Kern an ihrer Basis, seltener in ihrer Mitte. Ihr Inhalt erscheint homogen, nicht gekörnelt und nimmt mit Thionin und Mucikarmin die typische Schleimfärbung an.

Von den bislang besprochenen Füßchendrüsen unterscheiden sich diese auf den ersten Blick durch ihre oberflächliche Lage und ihren einfacheren Bau; man erkennt hier aufs schönste, daß man lediglich Epithelzellen vor sich hat, die für einen besonderen Zweck modifiziert worden sind. Sie gehören ausschließlich der äußersten Zellschicht an und reichen niemals bis zum Bindegewebe, *bg*, hinab. Ihre Länge beträgt etwa 0,029 mm, bei einer Dicke von 0,003 mm. Der Kern ist ungefähr 0,003 mm groß.

Es ist bemerkenswert, daß Östergren, 1905, S. 563, als einzige, wenn auch sehr schlecht kletternde Brachyophiure *Ophiura albida* erwähnt, eine unsrer *ciliata* sehr nahestehende Art. Er betont ausdrücklich, nur die Füßchen des inneren Drittels der Radien seien gut entwickelt, und es fehle ihnen nicht ganz die Fähigkeit der Anheftung an glatte Gegenstände. Ich bin nun der sicheren Überzeugung, daß eine Untersuchung von *Ophiura albida* ebenfalls das Vorhandensein von Drüsen wenigstens in einem proximalen Teil der Radien zeigen würde, wie es die Untersuchung von *Ophiura ciliata* bereits gezeigt hat. Es würde das ein fernerer Beweis dafür sein, daß die Füßchendrüsen mit der Locomotion in engem Zusammenhang stehen.

Ehe wir zu dem folgenden allgemeinen Teil übergehen, erübrigt noch kurz des eigentlichen Tentakels, d. h. des Endfühlers der Arme zu erwähnen. Ich hatte bei einer ganzen Anzahl von Arten Gelegenheit, ihn zu untersuchen. Niemals aber habe ich in ihm auch nur die geringste Andeutung von Secretbildung getroffen, während nicht selten schon die nächstgelegenen noch ganz jungen Füßchen nachweisliche Spuren von Schleim aufwiesen. Dieser negative Befund deutet ebenso wie die zahlreichen Nervenfasern und die an seiner Basis gelegenen Ganglienzellen darauf hin, daß wir in ihm ein ausschließliches Tast- und Sinnesorgan zu erblicken haben, wie nicht anders erwartet werden konnte.

B. Allgemeine Betrachtungen.

In dem vorigen Abschnitt sind uns zwei große Gruppen entgegengetreten. Wir besprachen zunächst diejenigen Familien der Ophiuren, deren Füßchen sich reichlich mit secernierenden Zellen versehen zeigten;

sodann gingen wir zu der zweiten Gruppe über, deren Füßchen in der Regel jeglicher Drüsen entbehren und die mit Ausnahme von *Ophiomyxa* auch im übrigen keine nach außen mündenden Drüsen besitzen. — Sehen wir nun zu, wie sich diese Gruppen hinsichtlich ihrer Locomotion zueinander verhalten, um dadurch dem Zweck der Drüseneinrichtungen und der Füßchen überhaupt näher zu kommen.

Preyer 1886 verdanken wir eine Menge wertvoller Beobachtungen über die Bewegungen der Echinodermen. Gleich Romanes und Ewart 1882 stellte er für *Ophioglypha* und *Ophioderma* ein sprungweises Fortschreiten fest. Dasselbe kommt zustande, indem meist das Tier einen Arm in der Locomotionsrichtung vorstreckt, sich auf die übrigen Armspitzen aufstützt, die Scheibe und proximale Armteile von der Unterlage hebt und weiterschiebt. Für beide genannte Arten kam Romanes, loc. cit., S. 841, zu dem Schluß, daß ihre Geschwindigkeit gegen 6 engl. Fuß, etwa 2 m, in der Minute betragen könne. Fast ebenso rasch bewegt sich *Ophiomyxa*. — Im Gegensatz zu *Ophioderma* und *Ophioglypha* nennt Preyer, loc. cit., S. 91, *Amphiura*, *Ophiactis*, *Ophiothrix*, *Ophiomyxa*, und sagt hierüber: »Diese Ophiuren scheinen wegen der im Verhältnis zum Durchmesser ihrer Scheibe viel größeren Radiuslänge überwiegend oder ausschließlich durch die Schlangenwindungen ihrer Radien und die dadurch herbeigeführte Reibung am Boden vorwärts zu kriechen.«

Nach Preyer haben wir also wiederum zwei durch die Art der Bewegung unterschiedene Gruppen. Vergleichen wir diese mit den von uns gebildeten, so finden wir, daß diese vier Gruppen sich zu je zweien vollkommen decken, wenn wir die abseits stehende *Ophiomyxa* unberücksichtigt lassen. — Es deckt sich die nach Preyer sprungweise, d. h. mit Erhebung der Scheibe sich bewegende Gruppe, mit derjenigen, welche der Drüsen an den Füßchen entbehrt; die vermittels Schlangenwindungen am Boden kriechenden Gruppe deckt sich mit der Drüsen besitzenden Gruppe.

Welchen Abteilungen im System entsprechen nun unsre Gruppen? Diejenigen Arten, welche sich, um mit Preyer zu reden, sprungweise fortbewegen, gehören, wie wir oben sahen, der ersten und zweiten Familie an, welche zusammen die Unterordnung der Brachyophiuren bilden. Diese sind bereits im äußeren Habitus dadurch charakterisiert, daß bei ihnen durchweg nur sehr geringe Stachelbildungen vorhanden sind. Lütken nannte sie in seinen »Additamenta ad historiam Ophiuridarum«: »Ophiurae lacertosae, spinis brachialibus brevibus«, 1869, S. 87. — Sie leben vielfach auf Sand oder sonstigem ebenen Boden und benötigen wenig oder gar nicht irgendwelcher besonderer Bewegungsapparate, da ihnen die Arme als solche vollauf genügen (vgl. Romanes 1882, Preyer 1886). So sahen wir denn auch die Tentakel als echte Sinnesapparate ausgebildet: geringe Ausbildung der Muskeln, starke Innervierung, mächtige Verdickung des Epithels lassen darauf schließen. Drüsen sind nicht vorhanden — außer, wie wir eben sahen, bei *Ophiura ciliata*, hier jedoch besitzt nur ein Teil der Tentakel Drüsen — wohl aber vielfach ausgezeichnete Schutzeinrichtungen für die Tentakel. Gerade bei diesen Arten können dieselben ganz und gar ins Arminnere zurückgezogen werden, oder sie sind durch besondere Skeletstücke gedeckt. In weitaus den meisten Fällen spricht schon die verhältnismäßige Kleinheit der ganzen Tentakel gegen die Annahme, daß sie der Locomotion dienen könnten.

Dieses Ergebnis kann aber in keiner Weise auf die der Unterordnung Nectophiurae angehörenden Arten ausgedehnt werden, wie es bisher vielfach geschah. Hier liegen die Bedingungen durchaus anders. Die Tiere sind vermöge des Verhältnisses der Radiuslänge zum Scheibendurchmesser (s. o. Preyer), nicht weniger aber meines Erachtens durch ihre meist ungemein großen, nur in geringem Maße beweglichen Stacheln außerstande, sich in gleicher Weise fortzubewegen wie die Brachyophiuren. Lütken, op. cit., stellt sie als »Ophiurae echinatae, spinis brachialibus horridae« den Ophiurae lacertosae gegenüber.

Die Nectophiuren sind auf das Kriechen angewiesen und müssen dementsprechende Eigentümlichkeiten besitzen. Welcher Art sind nun hier die Tentakel, und wie werden sie von den Tieren benutzt? Alle früheren Forscher bis auf Östergren verneinen mehr oder weniger schroff jede Teilnahme der Tentakel an der Locomotion. Östergren zitiert 1904, S. 560, eine ganze Reihe hierauf bezüglicher Stellen; ich will hier nur drei der wichtigsten nennen: Hamann sagt 1900 in Bronns Klassen, S. 818: »Die Füßchen dienen bei den Schlangensternen nicht mehr der Locomotion, sie sind ausschließlich als Sinnesorgane zu betrachten, und zwar in erster Linie als Tastorgane.« In Delage et Hérouard heißt es 1903, S. 136, bezüglich der Locomotion: »Les palpes n'y prennent aucune part«, Gregory endlich gibt 1900, S. 266 an: »There are no suckers, so the podia are useless in locomotion.« Auch Preyer spricht den Füßchen jede Bedeutung für die Locomotion ab und will die Vorwärtsbewegung durch die Schlangenwindungen der Radien herbeigeführt wissen. Als Östergren nun beobachtete, wie *Ophiocoma* mit großer Gewandtheit an vertikalen Glaswänden kletterte, als er dann später manche weitere Art klettern sah, erklärte er sich diese Tatsache durch eine Fähigkeit der Füßchen sich festzusaugen.

Der ausgezeichnete Beobachter ROMANES sagte aber bereits 1882, S. 833 in bezug auf die Ophiuren: »All the feet are devoid of suckers and no attempt is ever made to form even a temporary imperfect sucker by slightly inverting a portion of the side of the foot.« — Ich selbst habe in Neapel niemals den Eindruck gehabt, daß die Tiere sich ansaugten; dafür sitzen sie schon viel zu lose ihrer Unterlage auf. — Fräulein STERZINGERS Arbeit wies nun kürzlich bereits darauf hin, daß der in den Füßchen von *Amphiura squamata* von ihr gefundene Schleim wohl mit der Kletterfähigkeit zusammenhinge. Sie sagt 1907, S. 379 genannte Art betreffend: »Ich bin vielmehr zu der Überzeugung gekommen, daß die Enden der Füßchen klebrig sein müssen und daß das feste Anpressen derselben an die Wand eine vorübergehende Anheftung erzielt. Das Klettern muß also mit Austritt von Schleim verbunden sein.« Diese Ansicht kann ich auf Grund meiner Untersuchungen nur bestätigen; jedoch handelt es sich nur um nicht leuchtenden, klebenden Schleim. Für das Vorhandensein von zweierlei Secret scheint mir kein genügender Beweis vorzuliegen (vgl. auch oben S. 320).

Es ermöglicht das in den Füßchen der Nectophiuren produzierte Secret den Tieren die Fortbewegung und leistet vornehmlich beim Klettern gute Dienste. Bei fast allen Formen fanden wir die Ausmündung der Drüsengänge etwas erweitert, bei einzelnen Arten — *Ophiocnida* z. B. — sogar ziemlich ausgebuchtet; durch diese Verdickungen am Drüsenausgang steht den Tieren jederzeit genügendes Secret zur sofortigen Verfügung. — Meine Ansicht geht dahin, daß wir in der Abscheidung der Drüsen ein ziemlich leicht in Seewasser lösliches Produkt annehmen können, das beim Andrücken der Füßchen hervorgepreßt wird, aber dank seiner Löslichkeit den Tieren eine verhältnismäßig rasche Bewegung gestattet, wie sie ÖSTERGREN an *Ophiocoma* sah. Wird das Festhaften auf der Unterlage durch Bildung von Saugscheiben vermittelt, wie bei *Asterias*, *Asterina* u. dgl., so gehen alle Bewegungen sehr viel langsamer vor sich, wovon weiter unten noch die Rede sein wird.

Eines läßt sich aus allem vorherigen meines Erachtens klar erkennen: daß nämlich bei einem großen Teil der Ophiuren die Füßchen wirkliche Werkzeuge der Bewegung sein müssen, daß sie echte Füßchen sind. Hier steht ihre Funktion als Sinnes- und Respirationsorgane erst an zweiter, untergeordneter Stelle. Finden wir doch gerade bei den Arten mit wohlausgebildeten, drüsigen Füßchen so viel andre Einrichtungen, die zu Sinneswahrnehmungen geeignet scheinen. Sicher dienen hierzu auch die Stacheln — vgl. oben *Ophiomastix* — mit ihren oft komplizierten Formen mehr als man bisher annahm, und es dürfte sich wohl lohnen, diese auf ihre feinsten nervösen Elemente näher zu untersuchen. Daß die Stacheln unter Umständen bei der Bewegung als Stützen Verwendung finden können, ist darum nicht weniger wahrscheinlich.

Für einen andern Teil der Ophiuren bleibt jedoch bestehen, daß die Füßchen keine locomotorische Bedeutung besitzen, daß sie reine Sinnesorgane, Tentakel sind. Die hierhergehörenden Arten können der Stacheln wohl entbehren, die ihnen bei der Weise ihrer Fortbewegung auch nur hinderlich sein würden.

Welche dieser beiden Gruppen nun die ursprünglicheren Verhältnisse zeigt, besser gesagt, ob die eine Gruppe die Füßchen zu Tentakeln umgewandelt hat, indem sie die Drüsen verlor, das nervöse Element verstärkte und das muskulöse reduzierte; oder ob etwa die andre Gruppe die Tentakel zu Füßchen verwandelte, indem sie die Drüsen dazu erwarb und die Muskulatur verstärkte, das wage ich vorläufig nicht zu entscheiden. Der Beantwortung dieser Frage müssen weitere physiologische Experimente und genaue Erforschung der Lebensweise, besonders des bevorzugten Aufenthaltsortes der einzelnen Arten, vorangehen. Daß sich die Locomotionsbedingungen und dementsprechend die Bewegungseinrichtungen bei einer riffbewohnenden Art ganz anders stellen, wie bei einer Form, welche Schlamm- oder Sandboden vorzieht, ist ohne weiteres einleuchtend. Bei den letzteren Bodenarten dürfte der Besitz sehr starker Füßchendrüsen unter Umständen zum Nachteil des Tieres gereichen.

Ophiura ciliata könnte als überleitende Art zwischen unsern beiden Gruppen aufgefaßt werden, da bei ihr die Drüsen oberflächlicher liegen, einfacher gebaut sind und ihr Vorkommen auf bestimmte Stellen beschränkt ist. Wir sind zu dieser Annahme um so mehr berechtigt, da die derselben Gattung angehörige *Ophiura tumulosa*, wie wir sahen, jeglicher Drüsen entbehrt. — Bei letzterer, wie auch bei *Ophiomusium*, ist ferner zu bedenken, daß sie als ausgesprochene Tiefseeformen in ihrer stets gleichbleibend ruhigen Umgebung keiner Hilfsmittel bedürfen, um den Bewegungen des Wassers aktiven oder passiven Widerstand zu leisten. In den oberen Schichten aber sind die Tiere darauf angewiesen, sich anklammern oder ankleben zu können, um nicht gezwungen zu werden, jeder Wasserströmung nachzugeben. Hierbei dürfte allerdings den bei unsern Tieren vielfach vorkommenden Haken eine noch größere Rolle zufallen wie den Füßchen. So erfahren wir z. B. durch GRÄFFE, 1881, daß sich *Ophiothrix alopecurus* mit Hilfe ihrer Haken an Steinen in unbedeutender Tiefe anklammert.

Nach meinen bisherigen Feststellungen neige ich sehr zu der Ansicht ÖSTERGRENS, daß, wie er S. 564, op. cit. sagt: »die locomotorische Funktion als primär zu betrachten sein dürfte«. — Es wäre dann die Entwicklung sensorischer und respiratorischer Funktionen nebenher und schließlich bei einer Reihe von Formen vorher geschritten. — Bei letzteren hätte dann die locomotorische Funktion in dem Grade abgenommen, wie jene beiden zunahmen.

Von Interesse ist die Tatsache, daß es Frl. STERZINGER gelang, in den spitzen Füßchen von *Astropecten aurantiacus* reichlichen Schleim festzustellen, op. cit. S. 377; HAMANN hatte bereits früher in den Füßchen von *Solaster* und *Asteracanthion* Drüsen gefunden. Sollte es sich ergeben, daß dieses den Asteriden zukommende Secret in seinem Verhalten und seiner Funktion Übereinstimmendes zeigt mit dem oben beschriebenen Füßchenschleim der Ophiuriden, und das erscheint mir sicher, so wäre darin ein weiterer Beitrag gefunden für die Vereinigung von beiden Gruppen als Unterklassen der gemeinsamen Klasse Stelleroidea. — Jedenfalls hat sich bisher ÖSTERGRENS Satz, op. cit. S. 565: »Der von LANG behauptete prinzipielle Unterschied in der Funktion der Füßchen zwischen Schlangensternen und eigentlichen Seesternen existiert nicht« ganz und voll bestätigt.

Die Rolle des von den Füßchen ausgeschiedenen Secretes kann nach der Menge, in welcher es produziert wird und gemäß seiner allgemeinen Verbreitung, keine untergeordnete sein. Wir müssen bei Experimenten auch in Betracht ziehen, daß das Klettern unsrer Arten an Glasscheiben, an denen es natürlich am sichersten zu beobachten ist, keineswegs der Natur entspricht, daß vielmehr die im Freileben sich darbietenden Kletterflächen durchweg rauherer Natur und mit Halt gewährenden Unebenheiten durchsetzt sind.

Bekanntlich ist die Adhäsion zwischen festen und flüssigen Körpern erheblich größer, wie zwischen festen allein. Durch Absonderung des Secretes werden unsre Tiere instand gesetzt, zwischen das feste Füßchen und die feste Unterlage ein flüssiges, klebriges Medium zu bringen und infolgedessen zu haften. Dieses Haften kann selbstredend niemals den Grad der Festigkeit erlangen, der vielen Seesternen und Seeigeln durch ihre Saugscheiben am distalen Füßchenende gegeben ist, und der stellenweise so stark ist, daß ein gewaltsam losgerissenes Tier einen Teil der Füßchen auf der Unterlage zurückläßt, wie ich selbst häufig bei

Asterias usw. sah. Anderseits aber ist für die Schnelligkeit der Bewegung ein Festsaugen sehr unvorteilhaft.

Überaus deutlich beweisen dies die mit Saugscheiben versehenen Seesterne, *Uraster rubens*, *Solaster*, *Asterina* u. a. m. im Vergleich zu *Astropecten aurantiacus*, der mit spitzen, und nach STERZINGER, op. cit. S. 376, reichlich Schleim produzierenden Füßchen ausgerüstet ist. Bereits ROMANES, 1882, S. 840, sagt in bezug auf diese Art: »While an ordinary starfish only crawls at the rate of two or three inches per minute, *Astropecten* can crawl, or perhaps more correctly run, at the rate of between one and two feet per minute.« — Ebenso überzeugte ich mich selbst in Neapel davon, daß die mit spitzen Füßchen versehene *Luidia ciliaris* ein sehr viel rascherer Läufer ist, wie die mit Saugscheiben versehenen Arten.

Fanden sich nun unter den Ophiuren gewandtere und schnellere Kletterer und Läufer, als in irgend einer andern Echinodermenklasse (vgl. ÖSTERGREN, S. 563), so ist es an sich höchst unwahrscheinlich, daß diese auf ein Ansaugen angewiesen wären. Eine solche Art der Befestigung auf der Unterlage würde außerdem eine ganz andere Verteilung der Muskulatur der Füßchen sowie einen andern Bau des Wassergefäßsystems der Ophiuren bedingen. Endlich würden die überaus langen Papillen vieler Arten, welche beim Ankleben durch die Verteilung ihrer Drüsen Vorteil gewähren, welche auch jeder Unebenheit und Rauhheit des Bodens mit Leichtigkeit sich anpassen, sich für ein Ansaugen eher als störend und hinderlich erweisen.

Wir haben hier bei Beantwortung der Frage nach der Funktion der Tentakel wohl ersehen, daß, wie so oft, eine allgemein gültige Regel nicht aufgestellt, daß ein generelles Urteil nicht ausgesprochen werden kann. Ausnahmen sind stets vorhanden, Formen, welche sich einem Schema nicht anpassen, wie wir an *Ophiura ciliata* sehen konnten, welche trotz ihrer, im allgemeinen sprungweisen Fortbewegung, an einem Teil der Füßchen mit Drüsen reichlich versehen und damit, wenn auch nur unvollkommen zum Klettern befähigt ist. — Jedenfalls hat sich mir im Verlauf meiner Untersuchungen die Überzeugung aufgedrängt, daß es kaum eine kletternde Ophiurenart geben dürfte, deren Füßchen nicht mit Schleim- oder Drüsenzellen ausgerüstet wären.

Zu einer Gewißheit über die Funktion von Organen können wir immer erst gelangen, wenn wir die Erfordernisse der Lebensweise und des Aufenthaltsortes der einzelnen Arten dem äußeren und inneren Bau der Organe vergleichend gegenüberstellen.

In einer soeben erschienenen Arbeit[1] spricht sich auch MANGOLD gegen die Ansicht von STERZINGER aus, daß bei *Amphiura squamata* ein Leuchten der Füßchen stattfinde, und daß diese Art zweierlei Schleim, leuchtenden und nichtleuchtenden, klebenden produziere, S. 169 ff.

Hierin stimme ich vollkommen mit ihm überein, wie aus dem Vorhergesagten ersichtlich ist. Die Bedeutung des Füßchensecretes für die Locomotion jedoch scheint mir MANGOLD zu sehr zu unterschätzen. Er gibt zwar zu, daß der Schleim als Bindemittel in Betracht komme, glaubt aber, daß der wesentlichste Faktor beim Klettern in einer lokalen Bildung von Saugflächen bestehe. »Das Auftreten der lokalen Saugscheiben könnte man sich ohne Schwierigkeit so denken, daß auf einen Berührungsreiz eine umschriebene Einziehung erfolgt, die sich beim Loslassen durch reflektorische Hemmung wieder ausgleicht« (loc. cit. S. 176).

Für die verhältnismäßig glatten Füßchen einiger nicht mit förmlichen Saugscheiben ausgestatteter Seesterne würde einer solchen lokalen Bildung kein Hindernis entgegenstehen, wie ja auch in der Tat ROMANES 1881 ein Füßchen von *Astropecten* mit seitlicher Saugscheibe zeichnet. Abgesehen aber davon, daß es weder diesem scharf beobachtenden Forscher noch einem der zahlreichen folgenden Beobachter jemals gelang, bei einem Ophiurenfüßchen eine derartige Saugfläche intra vitam zu sehen, widerspricht meines Erachtens schon der ganze Bau des Ophiurenfüßchens (Mangel der Ampullen, schwächere Muskulatur usw.) der Annahme lokaler Saugscheibenbildung. Gerade die kletternden Arten sind, wie wir sahen, meist im Besitz außerordentlich gut entwickelter, weit vorspringender Papillen, und schon diese allein dürften ein Ansaugen, das Bilden eines auch noch so kleinen luftleeren oder -verdünnten Raumes unmöglich machen. Daß *Ophiothrix fragilis* wie MANGOLD anführt, nur unvollkommen zu klettern vermag, könnte dadurch eine Erklärung finden, daß gerade der oberste Teil der Papillen, wie oben gezeigt, keine Schleimzellen bzw. Klebezellen besitzt.

Zusammenfassung der Resultate.

1) Die leuchtenden Stellen der beiden Ophiuren *Ophiopsila annulosa* und *Amphiura filiformis* sind durch besondere drüsenartige Zellen und Zellkomplexe ausgezeichnet, die ich als die Träger der Luminescenz anspreche. Ihr Bau ist vornehmlich in den Lateralstacheln der genannten Arten gut erkennbar.

---

[1] EENST MANGOLD, Über Leuchten und Klettern von Schlangensternen. Biolog. Centralblatt. XXVIII. Nr. 5. 1908.

2) Diese Leuchtzellen besitzen einen großen Zellkörper mit körnigem und schleimigem Inhalt und deutlichem Kern. Sie senden lange Ausläufer ins Epithel; bei *Ophiopsila* waren feine Kanälchen nachweisbar, welche die Cuticula durchbohren. Die Leuchtzellen sind meist in der Tiefe des Bindegewebes gelagert.

3) Bei *Amphiura filiformis* kommen stets nur in Nähe der Drüsenmündungen feine cuticulare Stäbchenbildungen vor, in welche Nervenfäserchen hineinziehen.

4) Bei *Amphiura squamata* liegen ähnliche drüsenartige Zellen, welche höchst eigenartige Kernformen besitzen, einzeln in der Kalkgrundsubstanz der Skeletplatten nahe der Füßchenbasis. — Mit voller Sicherheit lassen sich diese Zellen nicht mit dem Leuchten in Verbindung bringen, da sie hin und wieder auch an nicht leuchtenden Stellen zur Beobachtung kamen.

5) Ein Leuchten der Füßchen von *Amphiura squamata* wurde niemals wahrgenommen; zwei verschiedene Arten von Secret ließen sich in den Füßchen nicht nachweisen.

6) Alle Beobachtungen an lebenden Exemplaren, wie an Schnitten zeigen, daß die Luminescenz intracellulär, bzw. intraglandulär vor sich geht; nach außen entleert werden wahrscheinlich nur Reste verbrauchten Secretes.

7) Die Füßchen vieler Ophiurenarten, besonders der Nectophiuren, bilden in den Papillen, bzw. im Epithel Drüsenzellen aus, die durch lange, sich am Ende etwas verdickende Gänge nach außen münden. Mitunter finden sich Drüsen im Epithel der Ventralseite der Scheibe. — Die Endfühler der Arme sind von Secretzellen und Schleim stets frei.

8) Das produzierte Secret dient zum Anheften der Füßchen an die Kriechfläche, ermöglicht und erleichtert die Fortbewegung und vor allem das Klettern der Tiere.

9) An den Papillen der Füßchen von *Ophiothrix* sind keine Sinneshaare oder Sinnesborsten vorhanden. An Stelle der früher beschriebenen Sinneszellen liegen helle, schlauchförmige Gebilde mit ziemlich grobkörnigem Inhalt, der sich in Säurefuchsin scharf rot färbt.

10) *Ophiomyxa* besitzt in der gesamten Körperhaut, auf den Armen und der Scheibe zahlreiche Schutzdrüsen.

11) In den Füßchen der sprungweise sich fortbewegenden Arten sind nur ausnahmsweise oberflächlich gelegene Schleimzellen in geringerer Verbreitung anzutreffen (*Ophiura ciliata*); viele Arten entbehren derselben gänzlich.

12) Bei einer großen Zahl von Ophiuren sind echte Füßchen vorhanden, d. h. Organe, die an erster Stelle der Locomotion dienen; bei andern Arten sind Tentakel ausgebildet, die an erster Stelle als Sinnesorgane Verwendung finden.

Bonn, im April 1908.

Literaturverzeichnis.

Ph. Barthels. 1906. Die großen Hautdrüsen der Echinasterarten. Zool. Anz. Bd. XXIX. S. 639—640.

Aug. Brauer. 1904. Über die Leuchtorgane der Knochenfische. Verh. d. deutsch. Zool. Ges. S. 16—34.

L. Cuénot. 1887. Contribution à l'étude anatomique des Astérides. Arch. Zool. Exp. 2 me sér. T. 5 bis, 2me mém.

— 1888. Etudes anatomiques et morphologiques sur les Ophiures. Arch. Zool. Exp. Sér. 2. T. 6.

— 1891. Etudes morphologiques sur les Echinodermes. Arch. Biolog. T. XI.

— 1891. b. Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques; 2me partie: Invertébrés. Arch. Zool. expérim. T. IX.

Y. Delage et Hérouard. 1903. Traité de Zoologie concrète. T. III. Les Echinodermes. — Paris.

Dittrich. 1888. Über das Leuchten der Tiere. Wissensch. Beilage zum Programm des Realgymnasiums am Zwinger. — Breslau.

F. Doflein. 1906. Ostasienfahrt. Teubner, Leipzig.

Giesbrecht. 1895. 8. Mitteil. Über das Leuchten der pelagischen Copepoden und das tierische Leuchten im allgemeinen. Mitt. zool. Stat. z. Neapel. Bd. XI.

Ed. Gräffe. 1881. Übersicht der Seetierfauna des Golfes von Triest. 1. Echinodermen. Wien.

J. W. Gregory. 1900. The Stelleroidea aus: A Treatise on Zoology by Ray Lancester. P. III. London.

Grube. 1864. Die Insel Lussin und ihre Meeresfauna. Breslau.

O. Hamann. 1885. Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Heft 2. Die Asteriden. Jena.

— 1889. Anatomie und Histologie der Ophiuren und Crinoiden. Jen. Zeitschr. f. Nat. Bd. XXIII. Zugleich Heft 4 der Beiträge. Jena.

— 1901. Ophiuroiden aus Bronns Klassen und Ordnungen. Liefg. 29—40.

Heller. 1868. Zoophyten und Echinodermen des Adriatischen Meeres. Wien.

E. Korschelt. 1891. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zoolog. Jahrb. Vd. IV. Jena.

Arn. Lang. 1894. Lehrbuch der vergl. Anatomie. IV. Teil. Jena.

Lo Bianco. 1899. Notizie biologiche. Mitt. zool. Stat. zu Neapel. Bd. XIII.

H. Ludwig. 1878. Beiträge zur Anatomie der Ophiuren. Diese Zeitschr. Bd. XXXI.

H. Ludwig. 1880. Neue Beiträge zur Anatomie der Ophiuren. Diese Zeitschr. Bd. XXXIV.

— u. Hamann. 1899. Seesterne aus Bronns Klassen und Ordnungen. II, 3.

Lymann. 1882. »Ophiuroidea« in Rep. of the scientif. Results H. M. S. Challenger. V. London.

E. Mangold. 1907. a. Leuchtende Schlangensterne u. die Flimmerbewegung bei Ophiopsila. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. CXVIII.

— 1907. b. Über das Leuchten der Tiefseefische. Dass. Bd. CXIX.

Th. Mortensen. 1893. Über Ophiopus arcticus. Diese Zeitschr. Bd. LVI.

Hj. Östergren. 1904. Über die Funktion der Füßchen bei den Schlangensternen. Biolog. Centralbl. XXIV. S. 559.

Panceri. 1878. Atti R. Accad. di Scienze Fis. e Mathem. di Napoli. Nr. 1.

W. Preyer. Über die Bewegungen der Seesterne. Mitt. d. zool. Stat. zu Neapel. Bd. VII. 2 Teile. 1886 87.

A. Pütter. 1905. Leuchtende Organismen. Sammelreferat aus Verworns Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. V.

A. de Quatrefages. 1843. Note sur un mode nouveau de phosphorescence etc. Ann. Scien. nat. Zool. Sér. 2. T. XIX.

— 1850. Mémoire sur la phosphorescence de quelques invertébrés marins. Dass. Sér. 3. T. XIV.

A. Reichensperger. 1908. a. Zur Kenntnis der Gattung Ophiopsila. Diese Zeitschr. Bd. LXXXIX. Heft 1.

— 1908. b. Über Leuchten von Schlangensternen. (Vorl. Mitt.) Biolog. Centralblatt. XXVIII. Nr. 5.

Romanes u. Ewart. 1882. Observations on the Locomotor System of Echinodermata. Transact. Roy. Soc. London. p. 829.

Ach. Russo. 1895. Studii anatomici sulla famiglia Ophiotrichidae. Rich. Lab. Anat. Roma. Vol. IV.

K. C. Schneider. 1902. Vergleichende Histologie. Jena.

H. Simroth 1876. Anatomie und Schizogonie der Ophiactis virens. Diese Zeitschr. Bd. XXVII.

J. Sterzinger. 1907. Über das Leuchtvermögen von Amphiura squamata Sars. Diese Zeitschr. Bd. LXXXVIII.

Wyville Thomson. 1868—70. The depths of the Sea; an account of the general results of dredging etc. London.

Viviani. 1805. Phosphorescentia maris. Genova.

Erklärung der Abbildungen.

Die Zeichnungen sind, falls nichts andres bemerkt, nach dem großen Abbéschen Zeichenapparat entworfen; Zeichenfläche = Objekttisch-Höhe.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

A, Stachelachse;

ag, Ausführgang;

ak, Ausführkanälchen;

bk, bleibender Kern;

c, Cuticula;

dr, Drüse;

dre, Drüse der Epithelfalte;
drh, Drüsenhalbring;
ef, Epithelfalte;
ep, Epithel;
epk, Epithelkern;
f, »corpuscules fusiformes«;
gk, Ganglienzellkern;
gp, Ganglion pedale;
k, Drüsenkern;
kkg, Kalkgrundsubstanz-Kerne;
l, Lippe;
lm, Längsmuskulatur;
n, Nervenfaser;
ö, Öffnung;
pg, Pigment;
st, Stäbchen der Cuticula;
sz, Secretzelle;
vd, Verdickung;
vk, verschwindender Kern.

Tafel XI.

Fig. 1. Längsschnitt durch einen Lateralstachel von *Ophiopsila annulosa*. Leuchtzellen mit Ausführgängen auf der bindegewebigen Achse *A*. Thionin-Eosin-Färbung. Zeiss, Obj. C, Oc. 2.

Fig. 2. Leuchtzellen von *Ophiopsila*. Mucikarmin-Färbung. Zeiss, Obj. F. Oc. 4.

Fig. 3. Teil eines Längsschnittes durch einen Lateralstachel von *Amphiura filiformis*. Lagerung der Ausführgänge der Leuchtdrüsen und Verteilung der Cuticularstäbchen. Vgl. Fig. 10, Taf. XII. Thionin-Eosin-Färbung. Zeiss, Obj. D, Oc. 4.

Fig. 4. Papille eines Füßchens von *Ophiocnida brachiata* mit Secretzelle im verdickten Epithel. Zeiss, Homog. Imm. Apochrom. 2,0 mm, Komp.-Oc. 8. Thionin-Färbung.

Fig. 5. Längsschnitt durch ein eingezogenes Füßchen von *Amphiura squamata* mit Secretzellen *dr*. Thionin-Färbung. Zeiss, Obj. E, Oc. 2.

Fig. 6. Längsschnitt durch eine Füßchenpapille von *Ophiothrix fragilis*; zeigt peripher Secretzellen *dr*, in der Mitte Schläuche mit »corpuscules fusiformes«. Thionin-Säurefuchsin. Zeiss, Obj. F, Oc. 2.

Fig. 7. Querschnitt ebendaher. Dieselbe Vergr.

Fig. 8. Teil eines Längsschnittes durch eine Papille von *Ophiothrix fragilis*. Thionin-Säurefuchsin-Färbung. Zeiss, Homog. Imm. Apochrom 2,0 mm, Komp.-Oc. 8.

Tafel XII.

Fig. 9. Teil aus einem Längsschnitt durch einen Lateralstachel von *Ophiopsila* mit Ausführgängen von Leuchtzellen, Kanälchen *ak*, und Nervenfasern *n*. Zeiss, Obj. E, Oc. 4.

Fig. 10. Aus einem Längsschnitt durch einen Lateralstachel von *Amphiura filiformis* zur Darstellung der Cuticularstäbchen. Zeiss, homog. Imm. Apochrom. 2,0 mm, Komp.-Oc. 8.

Fig. 11. Stachelbasis von *Amphiura filiformis* mit Leuchtzellen. Zeiss, Obj. C, Oc. 2.

Fig. 12. Secretzellen an der Stachelbasis von *Amphiura squamata*, inv. Armlänge etwa 2 mm. *lm* = Längsmuskulatur des Füßchens. Zeiss, Obj. E. Oc. 2.

Fig. 13—16. Secretzellen im Kalkgrundgewebe von Skeletplatten von *Amphiura squamata*, adult. Zeiss, Obj. E, Oc. 4.

Fig. 17. Kernzerfallstadium bei Secretzellbildung von *Amphiura squamata.* Zeiss, Obj. E, Oc. 4.

Fig. 18, *a—e.* Kernformen während Bildung von Secretzellen; *Amphiura squamata,* adult. Zeiss, Obj. E. Oc. 4.

Fig. 19. Längsschnitt durch den basalen Teil eines ausgestreckten Füßchens von *Amphiura filiformis* mit Verteilung der Drüsenzellen der Papillen; *V*, der Ventralfläche des Armes zugekehrte Seite. Zeiss, Obj. C, Oc. 2.

Fig. 20. Desgleichen durch ein eingezogenes Füßchens. Dies. Vergr.

Fig. 21. Füßchenlängsschnitt von *Ophiocnida brachiata* mit Drüsenverteilung und Drüsenhalbring *drh.* Zeiss, Obj. C, Oc. 2.

Fig. 22. Längsschnitt durch die rüsselförmige Tentakelscheide mit darinliegendem Tentakel von *Ophiomyxa pentagona;* das Epithel mit zahlreichen Secretzellen, *dr.* Zeiss, Obj. A, Oc. 2.

Fig. 23. Tentakelscheide desselben Tieres. Lupenvergrößerung.

Fig. 24. Körperhaut von *Ophiomyxa* mit zwei Secretzellen, *dr.* Zeiss, Obj. D, Oc. 4.

Fig. 25. Schwachentwickelter Tentakel von *Ophiomusium.* Zeiss, Obj. C, Oc. 2.

Die Osteologie des Onychodactylus japonicus.

Von

Keji Okajima

(Nagasaki, Japan).

(Aus dem anatomischen Institut zu Nagasaki.)

Mit Tafel XIII und 4 Figuren im Text.

Da der *Onychodactylus japonicus*[1], eine in Japan einheimische Amphibie bis jetzt noch nicht eingehend untersucht ist, habe ich mich genauer damit beschäftigt, beschränke mich jedoch in der vorliegenden Untersuchung auf dessen Osteologie und hoffe, daß die die andern Organsysteme und den mikroskopischen Bau des Tieres behandelnden Untersuchungen sich schnell anschließen sollen.

I. Das Schädelskelet.

Was die Gestalt des Schädels von *Onychodactylus* anbetrifft, so kann man sich ihn im großen ganzen als ein mit seiner Längsachse sagittal liegendes Ei vorstellen, welches dorso-ventral stark abgeplattet ist. Seine Dorsalfläche ist sowohl sagittal als auch transversal etwas konvex und die Ventralfläche dementsprechend ausgehöhlt. Der Höhendurchmesser ist im hinteren Abschnitt am größten, während er vorn und seitlich allmählich abnimmt. Man kann drei Abteilungen unterscheiden: eine vordere, eine hintere massive und eine mittlere cylindrische. Auch wird er aus zwei verschiedenen Bestandteilen zusammengesetzt, die das Osteocranium und das Chondrocranium darstellen, von denen das erstere das in der Tiefe liegende letztere fast an allen Seiten bedeckend verstärkt.

A. Das Osteocranium.

Das Osteocranium, Pars ossea cranii, enthält folgende Knochenstücke:

---

[1] *Urodela, Salamandridae, Amblystomatinae, Onychodactylus japonicus* (Hans Gadow).

1) Petroso-occipitale,
2) Tympanicum,
3) Quadratum,
4) Pterygoideum,
5) Parietale,
6) Frontale,
7) Praefrontale,
8) Nasale,
9) Maxillare,
10) Praemaxillare,
11) Vomer,
12) Parasphenoideum,
13) Orbitosphenoid.

1) Das Petroso-occipitale (Taf. XIII, Fig. 1—2 *Pocc*).

Dies macht den größten Teil der hinteren massiven Schädelabteilung aus und beherbergt in sich die Schädel- wie Ohrkapselhöhle. Es trägt auf seiner lateralen dorsalen Fläche das Tympanicum und ist an der vorderen dorsalen Fläche vom Parietale, an der vorderen ventralen Fläche vom Parasphenoideum verstärkt. Es ist nicht rein knöchern, sondern teilweise von der Knorpelmasse ersetzt, die hauptsächlich den mittleren kleinen Abschnitt der Ohrkapsel und einen Teil der Decke sowie des Bodens der Schädelhöhle bilden hilft. Der knöcherne umfangreiche Abschnitt liegt wesentlich in der vorderen und hinteren Umgebung der Ohrkapsel und repräsentiert den prootischen sowie opisthootischen Teil, welche auch Prooticum und Occipitale laterale (Exoccipitale) genannt werden.

Auf einem Frontalschnitt sieht das Petroso-occipitale annähernd vierseitig aus. Seine mediale unebene Wand repräsentiert zugleich die laterale Schädelhöhlen- sowie mediale Ohrkapselwand, an der man dreierlei Öffnungen vorfinden kann, welche alle die Ohrkapselhöhle mit der Schädelhöhle in Verbindung setzen: das Foramen endolymphaticum, Foramen rotundum und Foramen acusticum (zwei an der Zahl, ein vorderes und ein hinteres). Die dorsale Wand ist die umfangreichste und bildet die Decke der Ohrkapsel, die vorn vom Parietale bedeckt wird. Die laterale Wand ist schmal und bildet die laterale Ohrkapselwand, an deren unterem Umfang ein querliegendes ellipsoides Loch zu erkennen ist, das nichts andres ist, als das Foramen ovale, welches von der Columella vollständig ausgefüllt wird. Die ventrale Wand bildet die untere Wand der Ohrkapsel, die vorn vom Parasphenoideum bedeckt ist. Wie oben erwähnt, ist der mittlere Teil der medialen, ventralen und dorsalen Wand von Knorpelmasse ersetzt, die mit den von der oberen wie unteren Medialecke des Vierecks transversal medianwärts hervorragenden, die Decke sowie den Boden der Schädelhöhle bildenden Knorpelplatten ohne Unterbrechung zusammenhängt.

Die vorderen und hinteren Wände des Knochens entsprechen ganz denen der Ohrkapsel selbst und sind durch den prootischen und opisthootischen Teil gebildet.

Hinten zeigt der Knochen ein großes querliegendes ellipsoides Loch, Hinterhauptloch (*Focc*), das nicht senkrecht steht, sondern mit seiner Öffnungsebene dorso-caudal schaut; demnach ist es von oben her besser zu erkennen, als von unten. Beiderseits vom Hinterhauptloch, etwas ventral, liegen beide ventro-caudal hervorragenden Condyli occipitales, welche von ellipsoider Form sind und deren mit dem Atlas artikulierenden überknorpelten Gelenkflächen ventro-caudo-medial sehen. Nach außen vom Condylus befindet sich ein Kanal, Canalis n. vagi, der den opisthootischen Teil von dorso-cranio-medial nach caudo-ventro-lateral durchbohrt und die Vagusgruppe durchtreten läßt.

2) Das Tympanicum (Squamosum) (Taf. XIII, Fig. 1 *Tym*).

Ein langer prismatischer Knochen, der mit seiner Längsachse transversal liegt. Sein laterales angeschwollenes Endstück verstärkt den Gelenkteil des Quadratum, mit dem die Mandibula artikuliert, während das mediale Endstück sich flach abplattend mit der zickzackigen Linie den lateralen Rand des Parietale berührt. Die laterale Hälfte ruht auf der Dorsalfläche des Quadratum, die mediale auf derselben des Petroso-occipitale.

3) Das Quadratum (Taf. XIII, Fig. 1—2 *Quad*).

Dies ist ein kleines, unregelmäßig viereckiges Knochenstück, das unter dem Tympanicum liegend von diesem weit lateralwärts hervorspringt. Sein laterales Ende schwillt etwas an und artikuliert mit der Mandibula, mit dem Tympanicum in Verbindung stehend. Von der Medialseite seiner Ventralfläche entspringt ein kleines cylindrisches Knorpelstück, das sich dorso-lateral hinziehend mit der Columella verbindet und kontinuierlich mit der die Achse des Quadratum bildenden Knorpelmasse zusammenhängt.

Die Columella (auris), Operculum (*Col*), ist eine kleine, mit ihrer Längsachse horizontal liegende ellipsoide Knochenplatte, die ringsum von dünner Knorpelschicht umsäumt und im Foramen ovale eingelagert ist. Sie enthält im Inneren einen relativ weiten Hohlraum, sieht demnach auf dem Dickendurchschnitt wie aus zwei Wänden bestehend aus. Der von der Mitte seiner äußeren Fläche ausgehende cylindrische Knorpelstiel steht ventro-lateral ziehend mit dem Knorpelteil des Quadratum in Verbindung und weist den sogenannten Processus opercularis, Stilus (*Pop*), auf.

4) Das Pterygoideum (Taf. XIII, Fig. 1—2 *Ptery*).

Das Pterygoideum trägt eine dreispitzige Sternform und seine Achse besteht durchaus aus der Knorpelmasse, Cartilago pterygoidea, die ventral von einer dünnen Knochenplatte bedeckt ist. Die vordere laterale Spitze des Sternes ist die längste von allen drei, zieht nach vorn lateral allmählich die knöcherne Bedeckung verlierend gegen die hintere Spitze des Maxillare hin, mit dem sie durch einen dünnen Bindegewebsstrang zusammenhängen. Die vordere mediale Spitze ist äußerst kurz, verläuft nach vorn medial gegen das vordere mediale Gebiet des Petroso-occipitale und endigt sich mit dem Alisphenoid verbindend dort. Die hintere platte Spitze, die am breitesten ist, zieht gerade rückwärts und steht mit dem vorderen Quadratumteil in Verbindung. Das Pterygoideum begrenzt die Orbita mit seinem Vorderrand von hinten her.

5) Das Parietale (Taf. XIII, Fig. 1 *Par*).

Lange, dünne Knochenplatte, die den hinteren, sowie mittleren (hintere Hälfte) Schädelabteilungen auflagert und einen Teil des Schädeldaches ausmacht. Der hintere Teil, der die dorsale Wand des Petroso-occipitale bedeckt, ist sehr viel breiter als der vordere, und sein hinteres Ende reicht bis zum Hinterhauptsloch. Der mediale Rand des Knochens berührt in der Medianlinie den des anderseitigen mit gerader Linie; der laterale Rand verbindet sich mit dem dorsalen Rand des Alisphenoid sowie eines kleinen Teils des Orbitosphenoid; der hintere Rand verläuft von caudo-medial nach cranio-lateral und seine hintere Hälfte endigt frei auf dem Petroso-occipitale, während die vordere das mediale Ende des Tympanicum berührt. Endlich ist der vordere Rand schneidend dünn und trägt einen seichten Einschnitt, an welchem das hintere Ende des Frontale eingelenkt ruht.

6) Das Frontale (Taf. XIII, Fig. 1 *Fron*).

Dieses ist ebenfalls platt, länglich, schließt an dem vorigen vorn an. Seine dorsale Fläche ist sagittal wie transversal gewölbt, während die ventrale dementsprechend konkav ist. Der mediale Rand berührt mit gerader Linie den des anderseitigen; der hintere dünne Rand springt hinten vor, lagert dem Einschnitt des vorigen Knochens auf; der laterale glatte Rand steht mit dem dorsalen Rand des Orbitosphenoid in Verbindung. Zuletzt beschreibt der vordere Rand einen nach vorn gewölbten Bogen, dessen medialer, größerer Teil sich mit dem hinteren Rand des Nasale vereinigt, während der laterale kleinere an den hinteren Rand des Praefrontale anstößt.

7) Das Praefrontale (Taf. XIII, Fig. 1 *Pfron*).

Das ist eine schmale, außen gebogene Knochenplatte, die vorn vom vorigen Knochen, lateral vom Nasale liegt. Der kurze hintere Rand verbindet sich mit dem vorderen Rand des vorigen Knochens; der lange konvexe Medialrand mit dem lateralen Rand des Nasale, während der laterale konkave Rand frei liegend die Orbita von vorn medial begrenzt und den hinteren Teil der knorpeligen Nasoethmoidalregion berührt, die die Choane von dorsal umgrenzt. Der vordere kurze Rand stößt zum Teil an das Maxillare an, begrenzt auf dem Nasenknorpel anliegend das äußere Nasenloch indirekt von hinten. Betrachtet man den Knochen genauer, so erkennt man auf der vorderen Dorsalfläche, nahe dem Maxillare, eine cranio-lateral laufende seichte Furche, die sich endlich in das den Knochen durchbohrend in die Nasenhöhle führende Rohr fortsetzt. Dasselbe verbindet die Orbita (die dorsale Schädelfläche) und die Nasenhöhle miteinander und stellt den Canalis nasolacrymalis (*Cnl*) dar.

8) Das Nasale (Taf. XIII, Fig. 1 *Nas*).

Das Nasale trägt eine unregelmäßig viereckige Gestalt, befindet sich medial vom Praefrontale und macht den größten Teil des Nasendaches aus, mit einer seiner Diagonalen sagittal, mit der andern transversal stehend. Der mediale hintere rückwärts gebogene Rand stößt an den vorderen Rand des Frontale an und der laterale hintere ebenfalls gebogene an das Praefrontale, während der laterale vordere zickzackige dem Nasenknorpel aufliegend das äußere Nasenloch indirekt von hinten medial begrenzt. Der mediale vordere Rand endigt frei, steht mit dem lateralen Rand der Knorpelplatte in Verbindung, welche die Fortsetzung der Nasoethmoidalregion herstellt und das Cavum intermaxillare (internasale) von dorsal bedeckt. Beide Nasalia umfassen mit ihren medialen vorderen Rändern das Cavum intermaxillare, das freilich der knöchernen Bedeckung entbehrt. Der mediale Winkel des

Nasale flacht sich ab und bildet median an den anderseitigen anstoßend eine kurze sagittale Naht.

9) Das Maxillare (Taf. XIII, Fig. 1—2 *Max*).

Ein langer, leicht gebogener, vorn-lateral konvexer Knochenbogen, an dem man drei Abschnitte unterscheidet. Der vordere Abschnitt ist platt, verbindet sich mit dem Lateralende des Praemaxillare, während das breiteste Mittelstück nach caudo-dorso-medial einen platten Fortsatz, Processus frontalis, schickt, der die knorpelige Nasenkapsel von lateral-oben bedeckend hinten an das Praefrontale anstößt. Der hintere Abschnitt verschmälert sich weiter hinten, zieht caudolateral und endigt zugespitzt. Der vordere wie mittlere berühren am äußeren Nasenloch die Knorpelmasse der Nasoethmoidalregion und begrenzen das erstere indirekt von unten hinten. Auch begrenzen der mittlere und hintere Abschnitt die Orbita von lateral vorn her.

An der ventralen Fläche des Maxillare findet man eine zweizeilige Leiste, von denen die äußere Zeile sehr dick und mit zahlreichen kleinen, medial hervorragenden Zähnen ausgestattet ist.

10) Das Praemaxillare (Taf. XIII, Fig. 1—2 *Pmax*).

Dies ist von einer unregelmäßigen Form, liegt vorn vom Nasale. Sein leicht vorn gewölbter Körper verbindet sich durch sein laterales Ende mit dem Maxillare sowie durch das mediale Ende mit dem anderseitigen. Es schickt rückwärts einen spießartigen langen Fortsatz, der anfangs das Cavum intermaxillare von lateral begrenzt, dann in der Furche am medialen Abschnitt der dorsalen Nasalfläche einfalzend gerade nach hinten zieht und endlich dort spitz endigt. Die ventrale Fläche zeigt wie der vorige Knochen die Leisten mit zahlreichen kleinen Zähnen.

11) Der Vomer (Taf. XIII, Fig. 2 *Vom*).

Dies ist eine dicke Knochenplatte von annähernd dreiseitiger Form; sie bildet den Boden der Nasenhöhle, zugleich das Dach der Mundhöhle. Sein vorderer Rand ist der längste von allen andern Rändern, dünn, etwas vorn gewölbt und grenzt an das Praemaxillare wie an den Vorderteil des Maxillare an, während der vordere mediale, ebenfalls dünne, medial gebogene Rand das Cavum intermaxillare von lateral begrenzt. Der kleine hintere Teil dieses Randes berührt median den anderseitigen und bildet eine kurze gerade Naht. Der hintere Rand, die Basis des Dreiecks, ist außerordentlich dick, uneben und zerfällt in eine mediale und eine laterale Hälfte. Die mediale Hälfte zeigt an der Ventralfläche eine mit der Konvexität nach vorn gerichtete bogenförmige Querleiste, welche zahlreiche, nach hinten gerichtete Vomerzähne oder Vomeropalatinzähne (*Vz*) trägt. Hinten von dieser Querleiste schiebt sich die Knochenplatte noch eine Strecke weit vor und endigt als zugespitztes Dreieck zwischen das Parasphenoideum und Orbitosphenoid eintretend. Die laterale Hälfte ist verhältnismäßig dünn und zeigt medial einen von hinten lateral nach vorn medial hin eindringenden tiefen Einschnitt, der durch den Nasenknorpel umsäumt ist und die Choane von vorn begrenzt. Lateral zieht diese Hälfte als dünner Rand nach hinten lateral gegen das hintere Ende des vorderen lateralen Randes.

12) Das Parasphenoideum (Taf. XIII, Fig. 2 *Psp*).

Diese unpaarige Knochenplatte bildet den wesentlichen Teil der Schädelbasis. Man unterscheidet an ihm eine hintere dicke und eine vordere schmale Abteilung, von denen die erstere die ventrale Fläche des Petroso-occipitale bedeckt und sich weiter rückwärts bis zum Hinterhauptloch erstreckt, während die letztere als lange Platte vorn ziehend die ventrale Wand der Schädelhöhle bildet und schließlich vorn an dem hinteren Rand des Vomer anstößt. Der laterale Rand steht durch die gerade Linie vorn mit dem Orbitosphenoid, hinten mit dem Alisphenoid in Verbindung. An der ventralen Fläche der hinteren Abteilung sieht man eine sagittal verlaufende stumpfe Leiste, die vorn in zwei Schenkel sich teilend in beide Seitenränder übergeht, während sie hinten median bis zum Hinterende des Knochens gelangt.

13) Das Orbitosphenoideum (Taf. XIII, Fig. 1—2 *Osp*).

Eine dünne, länglich-viereckige Knochenplatte, die die vordere laterale Wand der mittleren cylindrischen Schädelabteilung ausmacht. Es steht nicht recht senkrecht, sondern stets von lateral oben nach medial unten geneigt. Sein vorderer Rand berührt mit dem vorderen großen Teil das Frontale, mit dem hinteren kleinen das Parietale. Der hintere Rand verbindet sich mit dem Alisphenoid, der untere mit dem vorderen Teil des Parasphenoideum, und endlich der vordere zum Teil mit dem Vomer, zum Teil mit dem Nasenknorpel.

B. Das Chondrocranium.

Zum Chondrocranium, Pars cartilaginea cranii, gehören die folgenden Bestandteile:

1) Nasoethmoidalregion,

2) Alisphenoideum,
3) andere Knorpelstücke.

1) Die Nasoethmoidalregion (Taf. XIII, Fig. 1—2 *Neth*).

Diese ist im Inneren der vorderen massiven Schädelabteilung auffallend umfangreich ausgebreitet und macht die ganze Nasenkapsel aus, die eine unregelmäßige, nicht leicht vorstellbare Gestalt besitzt. An ihr kann man zwei seitliche blasenartige und eine mittlere relativ solide Abteilung unterscheiden, welch letztere die Nasenscheidewand darstellt. Die Nasenkapsel wird fast an allen Seiten durch die verstärkenden Knochen bedeckt; und zwar oben vom spießartigen Fortsatz des Praemaxillare, dem Nasale, dem Processus frontalis des Maxillare, dem Praemaxillare und einem Teil des Frontale, lateral unten vom Praemaxillare, dem Maxillare und dem Vomer.

Wie oben angegeben, liefert die wesentlich aus der mittleren Abteilung der Nasoethmoidalregion bestehende, knorpelige Nasenscheidewand mit ihrer Hinterfläche die vordere Begrenzung der Schädelhöhle und enthält innen einen großen Hohlraum, Cavum intermaxillare (internasale), der allseitig geschlossen ist, mit Ausnahme der ventralen Wand, wodurch die Glandula intermaxillaris von unten hineindringt. Seine dorsale Wand schiebt vorn als ein horizontaler Knorpelzapfen bis zur Schnauzenspitze vor, wo sie unter der Haut frei endigt und hängt beiderseits mit den lateralen blasenartigen Abteilungen zusammen; auch setzt sie sich hinten am Parasphenoideum, Orbitosphenoid und Frontale fort und ist durch einen Kanal, Canalis olfactorius, durchbohrt, der die Nasenhöhle und Schädelhöhle untereinander kommunizieren läßt. Die seitliche blasenartige Abteilung ist ebenfalls nicht allseitig abgeschlossen, sondern weist mehrfache Unterbrechungen auf, an denen die Nasenschleimhaut direkt dem verstärkenden Knochen anliegt. Solche Stellen kann man an dem medialen Abschnitte der dorsalen wie ventralen Wände derselben finden. Auch kommuniziert die Nasenhöhle durch zweierlei Öffnungen nach außen; diese sind das äußere und innere Nasenloch (Choane) (*Choa*), welch beide je doppelte Umrandung, knöcherne wie knorpelige, haben, so daß die knorpelige enger als die knöcherne ist.

Die Beschreibung des Canalis nasolacrymalis ist bei der Nasenhöhle nachzusehen.

2) Das Alisphenoideum (Taf. XIII, Fig. 1—2 *Asp*).

Es ist eine kleine, länglich-viereckige Knorpelplatte, die den hinteren Abschnitt des Schädeltrabekels repräsentiert und die hintere laterale Wand der mittleren cylindrischen Schädelabteilung ausmacht. Der ventrale Rand berührt das Parasphenoideum, der dorsale das Parietale und die vordere unregelmäßige das Orbitosphenoid. An dieser Berührungslinie mit dem Orbitosphenoid, öfters weiter hinten auf dem Alisphenoid vorgeschoben, befindet sich ein feines Loch, das die Orbita mit der Schädelhöhle verbindet (Canalis opticus). Der hintere Rand setzt sich ohne Unterbrechung an dem vorderen Knorpelteil des Petroso-occipitale fort und weist hier den Canalis trigeminus auf.

3) Die andern Knorpelstücke.

Außer den oben erwähnten sind noch vielfache besondere Knorpelmassen an dem Schädel in mannigfaltigen Zuständen vorhanden; am Petroso-occipitale, am Quadratum, an dem Stiel der Columella und dessen Umgebung und am Pterygoideum. Auch befinden sie sich in der centralen Achse des Praemaxillare sowie des Maxillare.

Der Schädel als Ganzes.

Ich werde die Betrachtung des Schädels als Ganzes in nachfolgender Reihenfolge vornehmen:

1) Dorsale Schädelfläche,
2) ventrale Schädelfläche,
3) Schädelhöhle,
4) Orbita,
5) Cavum nasale,
6) Ohrkapselhöhle.

1) Die dorsale Schädelfläche.

Diese ist sagittal wie transversal etwas konvex; ihre vordere Grenze bildet das Praemaxillare, dessen spießartiger Fortsatz rückwärts zieht und anfangs den vorderen frontalen Knorpelzapfen der Nasoethmoidalregion bedeckt, ferner in der Furche des Nasale einfalzend weiter hinten verläuft und schließlich zugespitzt endigt. Außen vom Praemaxillare befindet sich die äußere Nasenöffnung, die lateral vom Maxillare, hinten vom Nasale begrenzt wird. Den zwischen dem Nasale, Maxillare und Frontale befindenden Raum erfüllt das kleine Praefrontale, welches auf der vorderen, lateralen Dorsalfläche eine Furche erkennen läßt; dieselbe führt durch den Halbkanal des Knochens zu der lateralen Nasenhöhle. Die hintere Spitze des Maxillare verbindet sich vermittels eines Bindegewebsstrangs mit der lateralen Spitze des

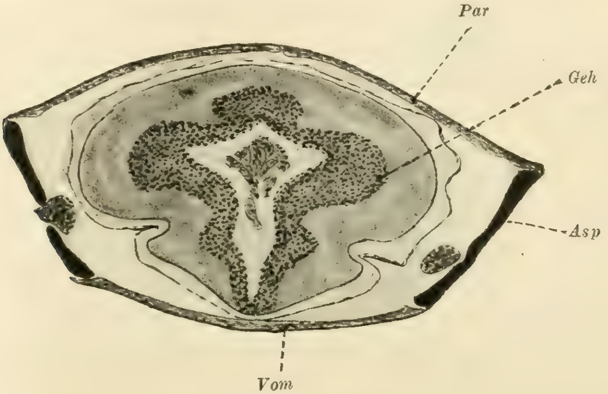
Quadratum. Weiter hinten folgt das Frontale sowie Parietale, welch letzteres mit seinem hinteren Teil den vorderen Teil des Petroso-occipitale bedeckt, sein hinteres Ende schiebt weiter hinten vor und erreicht die vordere Grenze des Hinterhauptloches. Dasselbe besitzt eine querovale Form und seine Öffnungsebene steht von vorn oben nach hinten unten geneigt, so daß man es von oben her besser erkennen kann, als von unten. Der zickzackige laterale Rand des hinteren Parietalenteils berührt das mediale Ende des Tympanicum. Vom hinteren Teil des Petroso-occipitale, das vom Parietale nicht überdeckt wird, nach hinten unten ragt der Condylus occipitalis hervor, der sich von ventral her am besten sehen läßt. Unten und lateral vom querliegenden Tympanicum befindet sich das Quadratum; hinten von diesem die Columella, aus welcher der knorpelige Processus opercularis transversal gegen das Quadratum verläuft. Vor dem Quadratum liegt das Pterygoideum, dessen hintere Spitze gegen das Quadratum, die mediale unter dem Parietale medianwärts zieht während die laterale lange sich mit der hinteren Spitze des Maxillare verbindet. Zwischen der Wurzel dieser lateralen Spitze und dem Quadratum spannt sich stets eine breite Bindegewebsmasse aus.

2) Die ventrale Schädelfläche.

Die vordere Grenze dieser Fläche bildet die bogenförmige zahntragende Leiste des Praemaxillare wie des Maxillare. Hinter dem Praemaxillare findet sich die ventrale Fläche des Cavum intermaxillare, die großenteils durch eine Bindegewebsmembran geschlossen wird. Den lateralen hinteren großen Umfang des Cavum begrenzt der Vomer mit seinem medialen Rand, der den wesentlichen Teil des Bodens der vorderen massiven Schädelabteilung ausmacht und am hinteren Rand eine die Vomerzähne tragende bogenförmige Querleiste aufweist. Lateral von derselben liegt die von dem Nasenknorpel umsäumte Choane, entsprechend dem Einschnitt des Vomer. Weiter hinten folgt das Parasphenoideum; noch lateral das Orbitosphenoid, das an der Grenze zum Alisphenoid ein kleines Loch, Canalis (For.) opticus zeigt. An der Übergangsstelle des Alisphenoid bis zum Petroso-occipitale befindet sich der Canalis trigeminus. Das Petroso-occipitale ist am mittleren Teil vom breiten hinteren Abschnitt des Parasphenoideum vollständig bedeckt, während lateral es ganz frei liegt, und hinten den Condylus coccipitalis hervorragen läßt. Lateral von diesem befindet sich die äußere Öffnung des Canalis vagus. Die laterale ventrale Fläche des Petrosooccipitale zeigt noch insofern einige Merkwürdigkeiten, als vorn das Pterygoideum, hinten die Columella, der Processus opercularis und das Quadratum sich an ihm ansetzen.

3) Die Schädelhöhle.

Diese stellt ein sagittales, langes Rohr dar, das vorn durch die hintere Fläche der Nasoethmoidalregion geschlossen wird und nur durch den Canalis olfactorius mit der Nasenhöhle kommuniziert, während sie hinten durch das große Foramen occipitale in den Wirbelkanal ausmündet. Sie biegt sich leicht sagittal wie transversal bogenförmig, mit ihrer Konkavität nach ventral gerichtet, so daß sie auf Frontalschnitt annähernd bohnenförmig erscheint.



Textfig. 1.

Frontalschnitt durch die mittlere Schädelregion. *Asp*, Alisphenoid; *Geh*, Gehirn; *Par*, Parietale; *Vom*, Vomer.

Das Dach der Schädelhöhle wird vorn vom Frontale, hinten vom Parietale gebildet. An seinem hinteren Teil ist noch eine knorpelige Platte des Petroso-occipitale aufgetreten; demnach trägt es hier eine doppelte Wandung. Den Boden bildet vorn hauptsächlich das Parasphenoideum, hinten außer diesem noch die Knorpelplatte des Petroso-occipitale; hier besteht ebenfalls eine doppelte Wandung.

Die Seitenwand wird vorn vom knöchernen Orbitosphenoid, dann vom knorpeligen Alisphenoid und endlich hinten von einem Teil des Petroso-occipitale gebildet, welcher zugleich die Innenwand der Ohrkapsel liefert.

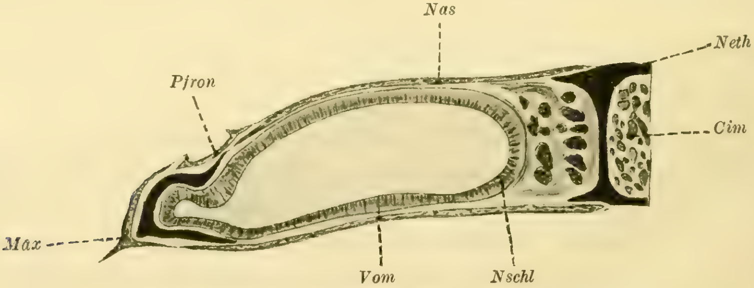
Die Schädelhöhle steht durch mancherlei Öffnungen mit der Außenwelt in Kommunikation; hierher gehören der Canalis opticus, Can. trigeminus, Can. facialis, das Foramen rotundum, For. endolymphaticum, For. acusticum und endlich der Canalis vagus.

4) Die Orbita.

Die Orbita (Taf. XIII, Fig. 1—2 *Orb*) stellt einen beträchtlich weiten Raum an der Seite der mittleren cylindrischen Schädelabteilung dar und besitzt eine Ellipsoidform, mit ihrer Längsachse sagittal gerichtet. Sie besitzt an dem Dach und dem Boden weder knorpelige noch knöcherne Bedeckung, sondern ist am Boden nur durch eine membranöse Bindegewebsplatte abgeschlossen, während das Dach ohne Decke steht. Ihre mediale Begrenzung liefert die mittlere Schädelabteilung mit ihrer Seitenwand, die laterale die niedrigen Maxillaren- und Pterygoideumteile; vorn liegt die Nasenkapsel mit der Choane, hinten das Pterygoideum, medial das Orbitosphenoid sowie Alisphenoid und lateral die feinen Fortsätze des Maxillare und des Pterygoideum; infolgedessen steht die obere Öffnungsebene der Augenhöhle nicht horizontal, sondern von dorso-medial nach ventro-lateral geneigt.

5) Das Cavum nasale.

Dies wird hauptsächlich von der Nasoethmoidalregion umschlossen. Aber an ihm sind noch teilweise die verstärkenden Knochen angefügt. An den Stellen, wo die Knorpelmasse zum Teil fehlt, trägt es nur knöcherne Wandung, wie an dem medialen Abschnitte der dorsalen und ventralen Wände. Die knorpelige Nasenkapsel wird bedeckt: dorsal vom Praemaxillare, dem Nasale, dem Praefrontale, lateral vom Maxillare und ventral vom Vomer. Das äußere Nasenloch öffnet sich auf der vorderen dorsalen Schädelfläche nach außen, das innere (die Choane) am hinteren Rand des Vomer in die Mundhöhle. Die Nasenhöhle kommuniziert erstens durch den Canalis olfactorius mit der Schädelhöhle



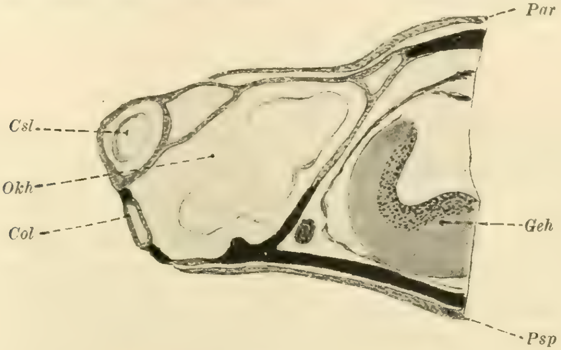
Textfig. 2.

Frontalschnitt durch die vordere Schädelabteilung. *Cim*, Cavum intermaxillare; *Max*, Maxillare; *Nas*, Nasale; *Neth*, Nasoethmoidalregion; *Nschl*, Nasenschleimhaut; *Pfron*, Praefrontale; *Vom* Vomer.

und sodann durch den auf dem Praefrontale laufenden Canalis nasolacrymalis mit der äußeren Schädelfläche (Orbita).

6) Die Ohrkapselhöhle.

Ein im lateralen Abschnitte des Petroso-occipitale ganz eingeschlossener Raum, der auf einem Frontalschnitt beinahe vierseitig aussieht. An der medialen Wand, die zugleich die Seitenwand der Schädelhöhle bildet und die oben angegebenen dreierlei Öffnungen trägt, und an der dorsalen wie ventralen besteht sie zum Teil aus knorpeliger Substanz. An der unteren lateralen Wand zeigt sie ein querovales Foramen ovale, das von der Columella vollständig ausgefüllt ist. Den prootischen Teil der Ohrkapsel durchbohrend, verläuft der Canalis facialis transversal lateralwärts. Drei halbzirkelförmige Kanäle tragen je ein selbstständiges knöchernes Cavum semicirculare.



Textfig. 3.

Frontalschnitt durch die hintere Schädelabteilung. *Col*, Columella; *Csl*, Cavum semicirculare laterale; *Geh*, Gehirn; *Okh*, Ohrkapselhöhle; *Par*, Parietale; *Psp*, Parasphenoideum.

Das Nähere der Orbita, Nasenhöhle und Ohrkapsel hoffe ich in den ein andermal mitzuteilenden Untersuchungen der Sinnesorgane des Tieres eingehend beschreiben zu können.

II. Das Visceralskelet.

Das Visceralskelet läßt sich in zwei verschiedene Skeletteile einteilen: das Hyobranchialskelet und den Unterkiefer.

A. Das Hyobranchialskelet.

Zum Hyobranchialskelet, Kiemenskelet (Taf. XIII, Fig. 3), gehören das Branchialskelet und das Hyalskelet.

1. Das Branchialskelet (-bogen).

Dies wird zusammengesetzt:

1) Das Hypobranchiale I.

Dies besteht durchaus aus Knorpelsubstanz, ist platt und von sehr verlängerter Spindelform. Sein caudales verdicktes Ende verschmälert sich nach und nach und endigt, dasselbe des Keratobranchiale II berührend, frei, während das craniale Ende sich ebenfalls verdünnt und cylindrisch auszieht; die beiderseitigen verbinden sich median an der ventralen Seite der Copula miteinander, mit dieser fest verknüpft.

2) Das Hypobranchiale II,
3) Das Keratobranchiale II.

Zwei kleine Knochenspangen, die durch Knorpelmasse miteinander in Verbindung stehen, so daß der zwischen beiden entstehende auffallend stumpfe Winkel nach außen gerichtet ist. Die beiderseitigen Hypobranchialia II verbinden sich, ungefähr einen 75 gradigen Winkel in sich fassend, miteinander und verknüpfen sich mit der Copula auffallend fest. Das hintere Ende des Keratobranchiale II wird auch mit Knorpelbedeckung ausgestattet und ist zum Teil vom caudalen Ende des Hypobranchiale I von ventral bedeckt.

4) Die Copula.

Eine cylindrische Knorpelsäule, die vorn mit zwei gabelig geteilten Fortsätzen endigt. Dieselben ziehen nach lateral vorn hin, sind dorsoventral abgeplattet und endigen spitz in die Zungensubstanz eindringend dort. Der cylindrische Stiel steht hinten mit dem vorderen Ende des Hypobranchiale II in Zusammenhang, während an ihm ventral auch das Hypohyale sowie das vordere Ende des Hypobranchiale I sich befestigt.

2. Das Hyalskelet (Hyal- oder Zungenbein).

Dieses wird von den beiderseitigen Keratohyalia und einem schmalen mittleren Hypohyale hergestellt.

1) Das Keratohyale.

Eine dünne Knorpelplatte, die ungefähr dieselbe Form wie das Hypobranchiale I trägt, nur in allen Durchmessern etwas größer als dieses. Es liegt fast parallel dem letzteren und sein hinteres Ende endigt verschmälert frei ventral von diesem, indem es nicht das hintere Ende desselben erreicht. Das vordere Ende verschmälert sich plötzlich und setzt sich in das fadenartige Hypohyale fort.

2) Das Hypohyale.

Ein äußerst feines fadenartiges Gebilde, das beide Keratohyalia median an der ventralen Seite der Copula des Branchialskeletes miteinander verbindet, so daß in der natürlichen Lage öfters die eine Hälfte desselben die andre überschreitet oder selten beide Hälften nebeneinander liegen. Unter den zehn Exemplaren fand ich bei vier sie nebeneinander, bei sechs aufeinander gelegen; bei letzteren Fällen war die linke Hälfte ausnahmslos ventral, die rechte dorsal gelagert.

B. Die Mandibula.

Die Mandibula (Taf. XIII, Fig. 4—5) stellt eine mit ihrer Konvexität nach lateral vorn gerichtete bogenförmige Knochenspange dar, welche sich vorn in der Medianlinie etwas verdünnt mit der anderseitigen durch eine Syndesmose verbindet, während sie hinten beträchtlich verdickt mit dem Schädelskelet artikuliert. Sie besteht aus vier verschiedenen Bestandteilen: einem Knorpel, der Cartilago Meckelii und drei diese umgebenden Deckknochen, dem Dentale, Angulare und Coronoideum.

1) Die Cartilago Meckelii (Taf. XIII, Fig. 4—5 *CartM*).

Ein ziemlich langer, hinten bedeutend verdickter, nach vorn allmählich verjüngter Knorpel, dessen vorderer langer Teil die centrale Achse der Mandibula bildet und allseitig vollständig von drei Deckknochen bedeckt wird, während der hintere kurze, beträchtlich dicke Teil den Gelenkteil liefert, um mit dem Quadratum und dem Tympanicum zu artikulieren.

2) Das Dentale (Taf. XIII, Fig. 4—5 *Dent*).

Dies ist das längste, größte von allen dreien und repräsentiert den wesentlichen Teil des Unterkiefers. Der vordere Teil ist relativ dick, steht in der Mittellinie durch eine Bindegewebsmasse mit dem anderseitigen in Verbindung; sie stellt die Symphysis mandibulae dar. Der Knochen ist in ganzer Länge bogenförmig gebogen und die laterale Fläche dorso-ventral gewölbt, während die mediale dagegen vertieft ist und eine ziemlich weite Längsfurche aufweist, die sich nach hinten nach und nach verbreitert. Dieselbe wandelt sich endlich zu einem Rohr, Canalis mandibulae, derart, daß das Dentale den Meckelschen Knorpel von lateral bedeckt. Der obere Rand des Knochens ist scharf, trägt im vorderen vier Fünftel zahlreiche kleine Zähne, während der untere glatt, abgerundet ist. Der hinterste Teil, dessen oberer, schneidend scharfer Rand äußerst dünn ist, neigt nach hinten unten und endigt zugespitzt.

3) Das Angulare (Taf. XIII, Fig. 4—5 *Ang*).

Eine kleine schmale Knochenplatte, die den Meckelschen Knorpel von ventral umgreift. Es wird nach vorn allmählich dünn, dagegen ist es hinten ziemlich verdickt. Sein medialer Teil liegt der ventralen Fläche des Coronoideum dicht an; die laterale Fläche ist vorn vom Dentale gänzlich bedeckt.

4) Das Coronoideum (Taf. XIII, Fig. 4—5 *Cor*).

Das Coronoideum bedeckt die Cartilago Meckelii von medial her und stellt eine ziemlich lange, leicht medial gebogene Knochenspange dar, die hinten bedeutend verdickt ist und an den Gelenkteil der Cartilago anknüpft, während es vorn verjüngt ist. Vom hinteren Teil schickt es oben einen scharfen kammartigen Fortsatz, Processus coronoideus (*Pcor*), der seitlich stark abgeplattet ist und den Kaumuskeln den Ursprung liefert. Der vordere große Teil des Unterrandes steht horizontal, während der hintere kleine den medialen Rand des Angulare berührt und zum Teil von diesem von unten her bedeckt wird.

III. Das Stammskelet.

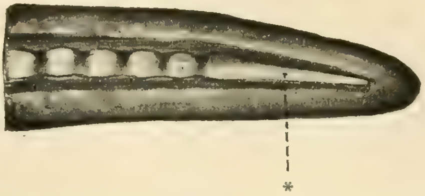
Hierzu gehören die Wirbelsäule, die Rippen und das Brustbein.

A. Die Wirbelsäule.

Diese repräsentiert eine aus zahlreichen übereinander geschichteten Wirbeln (Taf. XIII, Fig. 6) bestehende lange Säule, die distalwärts allmählich verjüngt und die eigentümliche Beschaffenheit besitzt, daß sie seitwärts leichter biegsam ist, als ventro-dorsal; dieses Verhalten ist auch beim Kriechen des lebenden Tieres deutlich zu erkennen. Wie bei andern Urodelen, kann man an ihr Rumpf- und Schwanzwirbel unterscheiden (Taf. XIII, Fig. 6 *e*, *f*, *g*, *h* und *j*); die Grenze zwischen diesen beiden wird durch einen eigentümlich umgestalteten Sacralwirbel hergestellt. Auch trägt der erste Rumpfwirbel eine speziale Gestaltung, die von den andern insofern auffallend abweicht, als er weder Querfortsatz noch Rippe trägt.

Über die Zahl der ganzen Wirbel kann ich hier nicht exakt berichten. Bei den von mir untersuchten zehn Exemplaren fand ich bei drei 54 Stück bei einem 56, bei zwei 57, bei zwei 58 und bei zwei 60. Der caudale Teil der Wirbelsäule enthält eine Anzahl von knorpeligen Elementen, deren distalster außerordentlich lang ausgedehnt ist und zugespitzt endigt (Textfig. 4 *). Die Variabilität der Wirbelzahl kommt wesentlich auf dem Schwanzteil vor.

Jeder Wirbel wird hauptsächlich aus einem Wirbelkörper und zwei seitlichen Bogenhälften zusammengesetzt, welch beide das Foramen vertebrale umfassen. Beiderseitige Bögen vereinigen sich in der Mittellinie miteinander und bilden einen caudo-dorsal leicht herabsteigenden Dornfortsatz, der am Ende einen dünnen Knorpelüberzug besitzt. An ihm sind zwei Querfortsätze zu unterscheiden. Am Schwanzteil ist der ventrocaudal hervorragende eigentümliche Ventralbogen aufgetreten.



Textfig. 4.

Die Schwanzspitze des *Onychodactylus*. *, letzter äußerst verlängerter Schwanzwirbel (knorpelig).

Der Wirbelkörper

bietet eine Sanduhrform dar, deren Doppelkegel mit den Basen nach vorn und hinten gerichtet sind. Die aneinander liegenden Wirbel verbinden sich durch eine geringe Zwischenwirbelsubstanz fest, die den Raum zwischen beiden benachbarten Basen der Kegel ausfüllt und mit diesen eine ventral stark hervorragende Querleiste bildet. Im Inneren des Wirbelkörpers befindet sich ein mit dem Körper selbst fast gleiche Form tragender Hohlraum, der durch Knochenmark und gallertartige Substanz völlig erfüllt ist. Die Basisfläche des Kegels hat annähernd eine Kreisform und ist am Schwanzteil bedeutend größer als am Rumpfteil.

Jede Bogenhälfte

geht vom hinteren Teil des Wirbelkörpers ab, zieht nach dorsal und bildet median mit der anderseitigen zusammenfließend den Processus spinosus mit der Knorpelbedeckung. Auf den vorderen wie hinteren Rändern der Bogenhälfte befindet sich je ein mit der Ebene sagittal liegender Einschnitt, Incisura intervertebralis, von denen der untere beträchtlich größer ist als der obere und ungefähr zwei Drittel eines

Kreises beschreibt. Durch das Aneinanderliegen zweier Wirbelkörper wandeln sich die Incisurae zu einem Loch, Foramen intervertebrale, um, durch das der Spinalnerv heraustritt.

Das Foramen vertebrale

ist an allen Höhen der Wirbelsäule fast gleichförmig und hat eine mit der Konkavität nach ventral gerichtete Bohnen (Nieren-) form. Seine relative Größe zur Basisfläche des Wirbelkegels ist am cranialen Teile viel größer als am caudalen.

Der Processus articularis.

Es gibt vier von diesen an einem Wirbel, zwei vordere und zwei hintere. Der vordere Gelenkfortsatz ragt von dem lateralen Teil der Bogenhälfte nach vorn hervor, faßt zwischen sich und dem anderseitigen einen oben geöffneten rechten Winkel und seine ellipsoide überknorpelte Gelenkfläche schaut nach hinten, während der hintere Gelenkfortsatz etwas größer, dicker, ventral gebogen ist und seine gleichfalls überknorpelte, ellipsoide Gelenkfläche nach ventral wendet. Die Längsachsen der beiden hinteren Gelenkfortsätze schneiden oben rechtwinklig miteinander und fassen zwischen sich den Dornfortsatz ein.

Der Processus transversus

ist eine kurze, steife, vom Grenzgebiete des Wirbelkörpers und des Bogens nach lateral hinten ausgehende, leicht gebogene Knochenspange, die erst vom zweiten Rumpfwirbel aus beginnt und am Sacralwirbel beträchtlich stark ausgebildet ist, indem er die Verbindung des letzteren mittels der Sacralrippe mit dem Ileum des Beckengürtels vermittelt. Von hier aus weiter hinten aber nimmt er allmählich an Größe und Stärke ab. Sein distales Ende teilt sich meist in zwei Spitzen und wird von einer sehr dünnen Knorpellage überkleidet.

Der ventrale Bogen (Hämalbogen, Taf. XIII, Fig. 6 *j ventB*).

Bei unserm Tiere beginnt dieser erst vom dritten Schwanzwirbel ab, wie ich dies unter den 14 Exemplaren in allen Fällen konstatieren konnte. Er repräsentiert einen dünnen, an der ventralen Fläche des Wirbelkörpers nach ventro-caudal gehenden, knöchernen Halbkanal, der mit dem letzteren ein vollständiges Rohr bildet, dessen vordere Öffnungsebene von vorn dorsal nach unten caudal geneigt steht. Das caudale Ende des Bogens ist verdickt, rauh, mit einer Knorpelbedeckung ausgestattet und trägt eine schiefe dorso-caudal schauende Öffnung, deren Ebene mit derjenigen der vorderen fast parallel steht. Die Bögen ordnen sich aneinander geschichtet dachziegelförmig an und dadurch kommt ein langer Vollkanal zustande. Das caudale Ende des einzelnen Bogens erreicht kaum die Mittelhöhe des nächstfolgenden Wirbelkörpers.

Der erste Rumpfwirbel.

Ein eigentümlich umgestalteter Wirbel (Taf. XIII, Fig. 6 *a*, *b*, *c*, *d*), der an der cranialen Fläche seines Körpers eine transversal liegende Knochenplatte trägt, um mit dem Petroso-occipitale zu artikulieren. Beiderseits von derselben liegen mit ihrer Längsachse dorsolateral hinten stehende, mit den Condyli occipitales artikulierende Gelenkflächen. Die hintere Fläche des Wirbelkörpers ist rundlich, klein, verbindet sich mit dem zweiten Rumpfwirbel. Die Bogenhälfte stellt ein dünnes, breites Plättchen dar und ihr vorderer Rand steht senkrecht, so daß zwischen ihr und dem Foramen occipitale ein großer Spaltraum entsteht, wodurch das Foramen hinten oben ausmündet, während der hintere Rand ventral einen dorso-cranial eindringenden weiten Einschnitt, dorsal eine nach ventro-lateral sehende überknorpelte Gelenkfläche, die mit denen des oberen Gelenkfortsatzes des zweiten Rumpfwirbels artikuliert, trägt. Die Verbindungslinie der beiderseitigen Bogenhälften bildet eine dorsal vorspringende sagittale Längsleiste, deren hinteres Ende sich als unbedeutender Dornfortsatz nach hinten vorschiebt. Das Foramen vertebrale ist äußerst groß und hat eine mit der Spitze nach dorsal gerichtete Herzform. Bei unserm Tiere ist der Einschnitt auf dem hinteren Bogenrand nicht zu einem Rohr, Canalis n. spinalis, geschlossen, wie dies bei andern Amphibien konstatiert wird.

Der Sacralwirbel (Taf. XIII, Fig. 6 *i*)

hat eine wesentlich mit den andern Rumpfwirbeln übereinstimmende Gestalt, ist nur etwas niedriger, vierschrötig, und sein Processus transversus ist äußerst stark, lang, um das die schwere untere Extremität tragende Ileum durch die Vermittlung der dicken Sacralrippe mit der Wirbelsäule zu verbinden.

Die Lage des Sacralwirbels ist eine sehr variable; unter den von mir untersuchten 15 Exemplaren war bei zwölf der 19., bei drei der 20. Wirbel als ein solcher anzusehen.

Der erste und zweite Schwanzwirbel

sind gleich gebaut wie die andern Schwanzwirbel; nur fehlen an ihnen die ventralen Bögen.

Wie gewöhnlich wird der Wirbel nach hinten hin nach und nach schwächer, kleiner, indem der seitliche Durchmesser beträchtlich abnimmt, so daß er eine in der Mittellinie liegende schmale sagittale Platte vorstellt. Auch nehmen alle Fortsätze, die Bogenhälften und das Foramen vertebrale an Größe und Mächtigkeit ab, obwohl der dorsoventrale Durchmesser immer in derselben Größe bleibt. Der ventrale Bogen wird nach hinten hin allmählich länger und feiner.

B. Die Rippen.

Die Rippen (Taf. XIII, Fig. 7) beginnen erst vom zweiten Rumpfwirbel ab. Sie stellen eine schlanke bogenförmige Knochenspange dar, die distal etwas verdickt und in zwei Spitzen geteilt ist, um mit dem Processus transversus zu artikulieren, während sie peripher zugespitzt ist und mit dem Knorpelüberzug ausgestattet frei endigt. Am Sacralwirbel wird sie als die Sacralrippe bezeichnet, die sehr stark ausgebildet ist, insbesondere am distalen Teil, und den betreffenden Wirbel mit dem Ileum in Verbindung setzt. Ich konnte die Rippen hinten etwa bis zum zehnten Schwanzwirbel verfolgen.

C. Das Brustbein.

Das Brustbein (Taf. XIII, Fig. 8) erweist sich als eine kleine mäßig dicke Knorpelplatte, ist annähernd von dreieckiger Form und liegt zwischen den caudalen Seiten der beiderseitigen Coracoidea. Seine Spitze ist nach vorn, die Basis caudal gerichtet; von der letzteren geht ein kleiner Fortsatz caudalwärts aus. Die beiden Ränder des Dreieckes zeigen je eine seichte Furche für Einfalzung des caudalen ventralen Randes der beiden Coracoidea.

IV. Das Skelet der vorderen Extremität (Taf. III, Fig. 9).

Dies besteht aus zwei Hauptabschnitten: vorn liegt der Schultergürtel, hinten das freie vordere Extremitätenskelet.

A. Der Schultergürtel.

Dieser läßt sich in eine ventrale, größere und eine dorsale, kleinere Abteilung einteilen, von denen die ventrale das Coracoid, die dorsale die Scapula darstellt. Beide Abteilungen bestehen wesentlich aus Knorpelsubstanz, während zum kleinsten Teile auch Knochenmasse auftritt. Dieselbe vermittelt die Verbindung beider Abteilungen und liefert eine Gelenkpfanne für den Humeruskopf.

1) Das Coracoideum

zerfällt wiederum in zwei Abschnitte, die durch eine tief schneidende Incisur voneinander geschieden sind: der eine stellt das Coracoid im engeren Sinne (Fig. 9 *Cor*) dar, ist groß, unregelmäßig kreisförmig und liegt in der Mediallinie dem anderseitigen auf, wobei bei unsrem Tiere keine bestimmte Regel zu bemerken ist, so daß unter den von mir untersuchten zehn Exemplaren bei sechs das rechte, bei vier das linke Coracoid ventralwärts gelagert war. Sein medial-caudaler Rand berührt den Seitenrand des Brustbeins der betreffenden Seite, so daß er in der Furche des letzteren eingefalzt ruht.

Der andre Abschnitt ist das Procoracoideum (*Pcor*), das als ein langer Fortsatz cranialwärts emporsteigt und mit dem kreisförmigen Rand endigt.

2) Die Scapula

wird ebenfalls in zwei verschiedene Abteilungen geschieden, von denen die kleinere knöcherne die Scapula (Fig. 9 *Scap*) im engeren Sinne vorstellt, die im centralen Teile ein kleines Loch trägt. Ihre ventrolateralwärts schauende überknorpelte Gelenkfläche paßt sich dem Humeruskopf an. Die größere knorpelige Abteilung stellt das Suprascapulare (*Sscap*) vor, das eine mit der Basis longitudinal (caudocranial) gerichtete Dreieckform besitzt.

B. Das freie vordere Extremitätenskelet.

Hierzu gehören die Knochen des Oberarmes, Vorderarmes und der Hand.

1. Der Humerus (Taf. XIII, Fig. 9 *Hum*).

Ein mäßig langer Röhrenknochen, an welchem man zwei verdickte Endstücke und ein cylindrisches Mittelstück unterscheiden kann. Das proximale Endstück trägt einen ovalen überknorpelten Gelenkkopf, der zwei Drittel einer Kugel bildet und mit seiner Längsachse dorsoventral liegt. Der darauf folgende Teil weist eine ringförmige Einschnürung, das Collum, auf, das seitlich etwas abgeplattet ist. An der ventralen Seite des oberen Endstückes ragt eine scharfe kammartige Längsleiste, Crista ventralis, hervor, die distalwärts allmählich verschwindend an die ventrale Seite des Mittelstückes übergeht. Das kurze cylindrische Mittelstück verbreitet sich seitlich beträchtlich, besonders distal, und geht in das distale Endstück ohne scharfe Grenze über. Dasselbe wird ventro-dorsal abgeplattet und trägt beiderseitig je einen stumpfen Epicondylus. Unterhalb des Epicondylus medialis befindet sich die kleine rundliche überknorpelte Trochlea, die von dem unterhalb des Epicondylus lateralis befindlichen, großen kugeligen, ventralwärts schauenden Capitulum durch eine seichte ventro-dorsal laufende Furche getrennt wird. An der dorsalen Seite des distalen Endstückes ist ein äußerst seichter Eindruck für das proximale Ende der Ulna zu erkennen, die Fossa olecrani, während an der ventralen Seite eine tiefe Grube für den Radius sich befindet, die Fossa cubitalis anterior. Das distale Endstück ist etwas gebogen, so daß es mit seiner Konkavität ventral gerichtet ist.

2. Das Vorderarmskelet.

Es sind der Radius und die Ulna.

1) Der Radius (Fig. 9 *R*)

ist ein kleiner Röhrenknochen, der ein wenig ventral gebogen ist. Das proximale Endstück ist kleiner als das distale und repräsentiert eine kreisförmige, etwas vertiefte Gelenkfläche für das Capitulum des Humerus. Das Mittelstück ist cylindrisch. Das distale Endstück ist massiv, dorso-ventral abgeplattet; sein lateraler Rand verlängert sich nach lateral distal und stellt den unbedeutenden Processus styloideus dar; die dorsale Fläche ist flach, der Lage der Streckmuskeln entsprechend etwas vertieft.

2) Die Ulna (Fig. 9 *U*)

ist weniger stark als der Radius. Ihr proximales Endstück ist dicker als das distale, im Gegensatz zum Radius, und trägt eine ventro-lateral schauende vertiefte längliche Gelenkfläche für die Trochlea des Humerus. Der Processus olecrani trägt an der Spitze eine dicke Knorpelbedeckung. Das Mittelstück ist ebenfalls cylindrisch und weist distal eine laterale wie eine mediale Leiste auf. Das distale Endstück wird sehr wenig seitlich ausgebreitet, dorso-ventral abgeplattet. Sein medialer etwas vorspringender Rand deutet kaum den Processus styloideus an.

3. Das Handskelet (Taf. XIII, Fig. 9).

1) Das Handwurzelskelet

reiht sich wie in der Regel zweizeilig. Die proximale Reihe läßt sich von der Radialseite an rechnen, wie folgt: a) Radiale, b) Intermedium und c) Ulnare. Die distale Reihe: a) Carpale II, b) Carpale III, c) Carpale IV und d) Carpale V. Zwischen den beiden Reihen befindet sich das große Centrale.

Die einzelnen Knochen begrenzen die andern folgendermaßen.

a) Das Radiale: proximal den Radius, radial frei, ulnar das Centrale und distal das Carpale II.

b) Das Intermedium: proximal-radial den Radius, proximal-ulnar die Ulna, ulnar das Ulnare und distal das Centrale.

c) Das Ulnare: proximal die Ulna, ulnar frei, radial das Intermedium und Carpale IV.

d) Das Carpale II: proximal das Radiale, radial frei, ulnar Carpale III und distal Metacarpale II.

e) Das Carpale III: proximal das Centrale, radial das Carpale II, ulnar das Carpale IV, distal einen Teil des Metacarpale II und das Metacarpale III.

f) Das Carpale IV: proximal das Centrale, radial das Carpale III, ulnar das Carpale V und distal das Metacarpale IV.

g) Das Carpale V: proximal das Ulnare, radial das Centrale und Carpale IV, ulnar frei und distal das Metacarpale V.

h) Das Centrale: proximal-radial das Radiale, proximal-ulnar das Intermedium, distal bogenförmig das Carpale III, IV und V.

2) Die Metacarpalien.

Vier an der Zahl. Jeder Knochen besitzt ein distales und proximales verdicktes Endstück sowie ein dorso-ventral abgeplattetes Mittelstück. Der längste von allen vier ist der vierte, daran reihen der dritte, der fünfte, schließlich der zweite.

3) Die Phalangen.

Jedes Glied der Phalange trägt fast dieselbe Gestalt wie das Metacarpale; nur ist es kleiner als dieses. Die Endphalangen endigen rauh zugespitzt und tragen an den dorsalen Seiten die diesem Tiere eigentümlichen schwarzen Nägel. Die Zahl der Phalangen ist an den II., III. und V. Fingern je zwei und am IV. drei. Der IV. Finger ist der längste, der II. der kürzeste.

V. Das Skelet der hinteren Extremität.

Wie in der Regel teilt es sich in den Beckengürtel und das freie Extremitätenskelet.

A. Der Beckengürtel.

Der Beckengürtel (Taf. XIII, Fig. 10) wird aus zwei gesonderten Abteilungen hergestellt: der dorsalen kleinen, dem Ileum und der ventralen voluminösen, dem Puboischium.

1) Das Ileum (Fig. 10 *Il*).

Ein kleiner Knochencylinder, der proximal wie distal knorpeligen Überzug trägt. Das proximale Endstück ist etwas verdickt und verbindet sich mit dem distalen Ende der Sacralrippe, während das distale viel dicker ist und eine konkave überknorpelte Fläche aufweist; dieselbe steht mit dem Gelenkteil des Puboischium in Berührung und hilft mit diesem das Acetabulum zu bilden, wobei sie den dorsalen Umfang des letzteren ausmacht. Die Längsachse des Ileum steht nach cranio-ventral und etwas medial gerichtet.

2) Das Puboischium (Fig. 10 *Pi*).

Eine länglich-viereckige Knochenplatte, die mit ihrer Längsachse cranio-caudal steht und sich mit der anderseitigen median durch eine halbmondförmige Gelenkfläche verbindet, deren Konkavität nach dorsal gerichtet ist. Entsprechend dieser Verbindungslinie weist es auf seinen ventralen wie dorsalen Flächen je eine scharfe Längsleiste auf. Die ventrale Fläche des Knochens ist longitudinal wie transversal etwas ausgehöhlt, während die dorsale longitudinal dagegen ein wenig gewölbt ist. Im oberen Drittel des Seitenrandes befindet sich die mit dem Ileum das überknorpelte Acetabulum vervollständigende Gelenkfläche, die zwei Drittel des letzteren ausmacht. Die vordere laterale Ecke des Vierecks springt als ein rauher, starker Fortsatz nach vorn lateral vor, während die hintere laterale sich ebenfalls als ein aber mehr stumpfer Vorsprung nach hinten lateral vorschiebt. Aus der medialen vorderen Ecke an der Verbindungsstelle der beiderseitigen Knochen geht ein schmaler platter Knorpelfortsatz nach cranial aus, mit seiner leichten Konkavität dorsal gerichtet. Derselbe ist der sogenannte Processus epipubicus (*Epip*), welcher sich weiter emporsteigend zweigabelig teilt und mit dem stumpfen Ende frei in der Bauchmuskulatur sein Ende findet. Unweit von dem mittleren Teil des Vorderrandes des Knochens zeigt sich immer ein feines Loch, Foramen obturatum (*Fobt*).

B. Das freie hintere Extremitätenskelet (Taf. XIII, Fig. 11).

Zu diesem gehören der Oberschenkel-, die Unterschenkelknochen und das Fußskelet.

1. Das Femur (Taf. XIII, Fig. 11 *Fem*).

Ein langer, ziemlich mächtiger Röhrenknochen, der in ventrodorsaler Ebene S-förmig gekrümmt ist, so daß die vordere Konvexität nach ventral, die hintere dagegen dorsal gerichtet ist. Sein proximales Endstück stellt den Kopf dar, der ventral durch eine breite Längsfurche in den beiden Leisten getrennt ist, und trägt eine halbkugelige, oben dorsal schauende überknorpelte Gelenkfläche für das Acetabulum. Der darauffolgende Teil ist das abgeschnürte Collum; unterhalb desselben springt eine scharfe kammartige Längsleiste ventralwärts vor, die den Trochanter minor (Fig. 11 *Trm*) repräsentiert. Dieselbe setzt sich nach unten an das cylindrische kurze Mittelstück als eine allmählich an Mächtigkeit verringernde Leiste, Linea aspera, fort, die schließlich in der Gegend des Planum popliteum verschwindet. Das distale Endstück verbreitet sich auffallend seitlich; seine dorsale Fläche ist gewölbt, die ventrale weist eine breite Abflachung auf, die das sogenannte Planum popliteum vorstellt. An der distalen Fläche des distalen Endstückes befinden sich zwei durch eine seichte Rinne getrennte gewölbte Gelenkflächen, von denen die mediale etwas größer ist und mit der Tibia artikuliert, während die laterale für die Fibula bestimmt ist. Die mediale Gelenkfläche und der daraufliegende Epicondylus medialis sind mächtiger ausgebildet, als die beiden lateralen, wodurch sie stark medial dorsal unten hervorragen.

2. Das Unterschenkelskelet.

Dies sind die Tibia und die Fibula.

1) Die Tibia (Fig. 11 *T*).

Ein leicht nach dorsal gebogener Röhrenknochen, der an seinem proximalen Endstücke verdickt, seitlich ausgebreitet ist und zwei rundliche, vertiefte Gelenkflächen für das Femur trägt. Außerdem trägt es an der fibularen Seite eine etwas gewölbte Gelenkfläche für die Fibula. Auch an der ventralen Seite weist es eine undeutliche Längsleiste auf. Das Mittelstück ist dreikantig und besitzt einen ventralen, einen lateralen und einen medialen Rand, von denen der laterale an der oberen Hälfte des Knochens die Crista interossea andeutet. Das distale, wenig verdickte Endstück trägt an der distalen Fläche zwei mit dem Tibiale und dem Intermedium artikulierende Gelenkflächen.

2) Die Fibula (Fig. 11 *F*).

Ein gleichfalls gebogener Knochencylinder mit seiner Konkavität aber nach tibial gerichtet. Das proximale Endstück ist wenig massiver als das distale und trägt eine halbmondförmige Gelenkfläche für das Femur. Die Konkavität dieser Fläche umfaßt die laterale Gelenkfläche des proximalen Tibiaendstückes. Das dreiseitige Mittelstück weist auch hier die ventralen, medialen und lateralen Ränder auf, von denen der mediale die Crista interossea vorstellt. Das distale Endstück verdickt sich ziemlich stark, ragt tibial hervor und trägt zwei Gelenkflächen für das Fibulare und das Intermedium.

3. **Das Fußskelet** (Taf. XIII, Fig. 11).

1) Das Fußwurzelskelet.

Es ist hier in zwei Reihen angeordnet, wie an dem Handwurzelskelet. Die proximale Reihe von der tibialen Seite gerechnet: a) Tibiale, b) Intermedium und c) Fibulare. Die distale Reihe: I.—V. Tarsale. In allen Fällen (unter den von mir untersuchten Exemplaren) ist noch ein kleines VI. Tarsale (Sesambein) aufgetreten. Zwischen den beiden Reihen nimmt das Centrale seine Lage ein.

Die einzelnen Knochen begrenzen die andern wie folgt:

a) Das Tibiale: proximal die Tibia, distal das Tarsale I, tibial frei, fibular (am proximalen kleinen Teil) das Intermedium und (am distalen großen Teile) das Centrale.

b) Das Intermedium: proximal (am mittleren Teil) frei, proximaltibial die Tibia, proximal-fibular die Fibula, distal das Centrale, tibial das Tibiale und fibular das Fibulare.

c) Das Fibulare: proximal die Fibula, distal das Tarsale IV und V, fibular frei, tibial (proximal) das Intermedium und (distal) das Centrale.

d) Das Tarsale I: proximal das Tibiale und Centrale, distal das Metatarsale I, tibial frei und fibular das Tarsale II.

e) Das Tarsale II: proximal das Centrale, tibial das Tarsale I, fibular das Tarsale III und distal das Metatarsale I und II.

f) Das Tarsale III: proximal das Centrale, distal das Metatarsale III, tibial das Tarsale II und fibular das Tarsale IV.

g) Das Tarsale IV: proximal das Centrale und Fibulare, distal das Metatarsale IV, tibial das Tarsale III und fibular das Tarsale V.

h) Das Tarsale V: proximal das Fibulare, distal das Metatarsale V, tibial das Tarsale IV und fibular frei.

i) Das Centrale: proximal das Intermedium, distal das Metatarsale II, III, IV, tibial (proximal) das Tibiale, tibial (distal) das Tarsale I und fibular das Fibulare.

j) Das Tarsale VI: liegt an der fibularen Seite zwischen dem Fibulare und dem Tarsale V.

2) Die Metatarsalien.

Fünf an der Zahl. Jedes Metatarsale besitzt das verdickte proximale, wie distale Endstück, von denen das proximale dicker und stärker gewölbt ist, und das dorso-ventral abgeplattete, leicht ventral gebogene Mittelstück. Am längsten ist das IV. Metatarsale, dann kommen das III., V., II. und schließlich das I.

3) Die Phalangen.

Jede Phalange trägt zwei verdickte Endstücke und ein abgeplattetes Mittelstück. Am längsten ist die IV. Zehe, dann kommen die III., V., II. und zuletzt die I. Die III. und IV. Zehen besitzen je drei Phalangen, die übrigen nur je zwei Phalangen.

Zum Schluß sage ich Herrn K. Tago meinen herzlichen Dank für die freundlichen Ratschläge bei dieser Arbeit.

Nagasaki, November 1907.

Literaturverzeichnis.

1. P. Albrecht, Über den Proatlas, einen zwischen dem Occipitale und dem Atlas der amnioten Wirbeltiere gelegenen Wirbel, und den Nervus spinalis I u. proatlanticus. Zool. Anz. Bd. III. 1880.
2. R. Baldus, Die Intervertebralspalte v. Ebners und die Querteilung der Schwanzwirbel bei Hemidactylus mabuia Mor. Diss. phil. Leipzig 1901. Ref. im Jahresber. d. Anat. u. Entw. Teil III.
3. K. v. Bardeleben, Hand und Fuß. Anat. Anz. Bd. IX. 1893—1894.
4. — Die Homologie des Unterkiefers in der Wirbeltierreihe. Verh. d. Anat. Ges. zu Genf. 1905.
5. D. Barfurth, Ein Triton mit einer überschüssigen fünfzehigen Vordergliedmasse. Verh. d. Anat. Ges. zu Tübingen. 1899.
6. G. Baur, Über Rippen und ähnliche Gebilde und deren Nomenklatur. Anat. Anz. Bd. IX. 1893—94.
7. G. Born, Über die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.
8. Broom, Mammarian Carpus and Tarsus. Ref. in Jahresb. d. Anat. u. Entw. Teil III. 1904.
9. H. C, Bumpus, A Contribution to the Study of Variation (Skeletalvariation of Necturus maculatus Raf.). Journal of Morphology. (Ref. in Jahresb. d. Anat. u. Entw. 1897. Teil III.)
10. L. Drüner, Zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. Zool. Jahrb. Ref. in Jahresb. d. Anat. u. Entw. 1901. Teil III.

11. L. Drüner, Über die Muskulatur des Visceralskeletes der Urodelen. Anat. Anz. Bd. XXIII. 1903.
12. Ecker u. Gaupp, Anatomie des Frosches. Bd. I. Braunschweig 1896.
13. C. Emery, Zur Morphologie des Hand- und Fußskelets. Anat. Anz. Bd. V. 1890.
14. D. Filatoff, Zur Frage über die Anlage des Knorpelschädels bei einigen Wirbeltieren. Anat. Anz. Bd. XXIX. 1906.
15. H. H. Field, Bemerkungen über die Entwicklung der Wirbelsäule bei den Amphibien; nebst Schilderung eines abnormen Wirbelsegmentes. Morph. Jahrb. Bd. XXII. 1895.
16. H. Gadow, The Cambridge Natural History. Vol. VIII, Amphibia and Reptiles. London 1901.
17. E. Gaupp, Über allgemeine und spezielle Fragen aus der Lehre vom Kopfskelet der Wirbeltiere. Verh. d. Anat. Ges. zu Rostock. 1906.
18. — Die Nicht-Homologie des Unterkiefers in der Wirbeltierreihe. Verh. d. Anat. Ges. zu Genf. 1905.
19. — Zur Kenntnis des Primordial-Craniums der Amphibien und Reptilien. Verh. d. Anat. Ges. zu München. 1891.
20. — Das Hyobranchialskelet der Wirbeltiere. Ergebn. d. Anat. u. Entw. Bd. XIV. 1904.
21. — Beiträge zur Morphologie des Schädels. III. Zur vergleichenden Anatomie der Schläfengegend am knöchernen Wirbeltier-Schädel. Morph. Arb. von Schwalbe. Bd. IV. 1895.
22. — Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbeltierschädel. Jahresb. d. Anat. u. Entw. 1901. III. Teil.
23. C. Gegenbaur, Zur Morphologie der Gliedmaßen der Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.
24. — Grundriß der vergleichenden Anatomie. Leipzig. 1899.
25. — Über den Ausschluß des Schambeins von der Pfanne des Hüftgelenkes. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.
26. — Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskeletes. Morph. Jahrb. Bd. XIII. 1888.
27. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig. 1898.
28. — Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig. 1864.
29. A. Goette, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbeltiere. I. Brustbein und Schultergürtel. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XIV. 1877.
30. E. Göppert, Zur Kenntnis der Amphibienrippen. Morph. Jahrb. Bd. XXII. 1895.
31. — Die Morphologie der Amphibienrippen. Festschr. zum 70. Geburtstage von Carl Gegenbaur. Leipzig. 1896.
32. B. Haller, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Jena. 1904.
33. C. Hasse, Die Entwicklung der Wirbelsäule von Triton taeniatus. Diese Zeitschr. Bd. LIII. Supplement. 1892.
34. — u. G. Born, Bemerkungen über die Morphologie der Rippen. Zool. Anz. 1879.
35. R. Hertwig, Lehrbuch der Zoologie. Jena 1897.

36. C. K. HOFFMANN, H. G. BRONNS Klassen und Ordnungen der Amphibien. Leipzig und Heidelberg. 1873—1878.
37. H. v. IHERING, Über die Wirbelsäule von Pipa. Morph. Jahrb. Bd. VI. 1880.
38. M. IVERSEN, Bemerkungen über die Rippen von Salamandra. Anat. Anz. Bd. IV. 1889.
39. H. LEBOUCQ, Sur la morphologie du carpe et du tarse. Anat. Anz. Bd. I. 1886.
40. J. LEUNIS, Synopsis der drei Naturreiche. I. Teil. Hannover 1883.
41. F. MAURER, Die Kiemen und ihre Gefäße bei Urodelen und Anuren. Morph. Jahrb. Bd. XIII. 1888.
42. G. OSAWA, Beiträge zur Anatomie des japanischen Riesensalamanders. Festschr. f. K. Taguchi. Tokio 1899.
43. G. H. PARKER, Variations in the Vertebral Column of Necturus. Anat. Anz. Bd. XI. 1895.
44. PÉE, Les membres chez Amphiuma. Anat. Anz. Bd. XXIV. 1903.
45. — Über die Entwicklung der Extremitäten bei Amphiuma und Necturus. Verh. d. Anat. Ges. zu Heidelberg. 1903.
46. K. PETER, Über die Bedeutung des Atlas der Amphibien. Anat. Anz. Bd. X. 1895.
47. J. B. PLATT, The Development of the Cartilaginous Skull and of the Branchial and Hypoglossal Musculature in Necturus. Morph. Jahrb. Bd. XXV. 1898.
48. W. G. RIEDEWOOD, On the Development of the Vertebral Column in Pipa and Xenopus. Anat. Anz. Bd. XIII. 1897.
49. S. SCHUMACHER, Über Hämalbogen bei menschlichen Embryonen. Verh. d. Anat. Ges. zu Rostock. 1906.
50. O. SEYDEL, Über die Nasenhöhle und das JACOBSONsche Organ der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XXIII. 1895.
51. M. SHITKOV, Über den Bau und die Entwicklung des Skeletes der freien Gliedmaßen des Isodactylium Schrenkii Strauch. Zool. Anz. Bd. XXII. 1899.
52. P. F. SIEBOLD, Fauna japonica. 1842.
53. H. STRASSEN, Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Morph. Jahrb. Bd. V. 1879.
54. K. TAGO, Study on Urodela of Japan. Zool. magaz. publish. by the Tokyo Zool. Soc. Vol. XIX. No. 225—226. Tokyo 1907.
55. F. WALTER, Das Visceralskelet und seine Muskulatur bei den einheimischen Amphibien und Reptilien. Jen. Zeitschr. Bd. XXI. 1887.
56. R. WIEDERSHEIM, Das Kopfskelet der Urodelen. Morph. Jahrb. Bd. III. 1877.
57. — Nachträgliche Bemerkungen zu meinem Aufsatz »Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien«. Ebendaselbst.
58. — Zur Anatomie des Amblystoma Weismani. Diese Zeitschr. Bd. XXXII. 1879.
59. — Über die Entwicklung des Schulter- und Beckengürtels. Anat. Anz. Bd. IV. 1889.
60. — Weitere Mitteilungen über die Entwicklungsgeschichte des Schulter- und Beckengürtels. Anat. Anz. Bd. V. 1890.

61. R. Wiedersheim, Über die Vermehrung des Os centrale im Carpus und Tarsus des Axolotls. Morph. Jahrb. Bd. VI. 1880.

62. — Nachträgliche Notiz zu meiner Mitteilung »Über den Kopf der Gymnophionen«. Zool. Anz. 1879.

63. — Über das Skelet von Pleurodeles Waltlii. Ebendaselbst.

64. — Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.

65. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1902.

66. H. H. Wilder, Lungless Salamanders. Anat. Anz. Bd. XII. 1896.

67. — The Skeleton System of Necturus maculatus Rafinesque. Mem. of the Boston soc. of Nat. hist. Vol. V. N. 9. (Ref. in Jahresb. d. Anat. u. Entw. 1903. Teil III.

68. W. Zwick, Beiträge zur Kenntnis des Baues u. der Entwicklung der Amphibien-Gliedmaßen, besonders von Carpus und Tarsus. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIII.

Alle Figuren sind 4 mal vergrößert. Die Knochen sind gelb, die Knorpel grün dargestellt.

Fig. 1. Der Schädel, von dorsal gesehen.

Fig. 2. Der Schädel, von ventral. *Asp*, Alisphenoid; *Choa*, Choane; *Cnl*, Canalis naso lacrymalis, ; *Col*, Columella; *Cop*, Canalis opticus; *Focc*, Hinterhauptloch; *Fron*, Frontale; *Max*, Maxillare; *Nas*, Nasale; *Neth*, Nasoethmoidalregion; *Orb*, Orbita; *Osp*, Orbitosphenoid; *Par*, Parietale; *Pmax*, Praemaxillare; *Pocc*, Petrosooccipitale; *Pfron*, Praefrontale; *Pop*, processus opercularis; *Psp*, Parasphenoid; *Ptery*, Pterygoideum; *Quad*, Quadratum, *Tym*, Tympanicum; *Vz*, Vomerzähne.

Fig. 3. Das Hyobranchialskelet. *Cop*, Copula; *Hbr.I*, Hypobranchiale I; *Hbr.II*, Hypobranchiale II; *Hhy*, Hypohyale; *Kbr.II*, Keratobranchiale II; *Khy*, Keratohyale.

Fig. 4. Der Unterkiefer von dorsal.

Fig. 5. Der Unterkiefer von ventral. *Ang*, Angulare; *Cor*, Coronoideum; *CartM*, Cartilago Meckelii; *Dent*, Dentale; *Smand*, Symphysis mandibulae; *Pcor*, Processus coronoideus.

Fig. 6. *a—j*. *a*, erster Rumpfwirbel, von ventral; *b*, erster Rumpfwirbel, Seitenansicht; *c*, erster Rumpfwirbel, von dorsal; *d*, erster Rumpfwirbel, von cranial; *e*, der Rumpfwirbel, von ventral; *f*, der Rumpfwirbel, Seitenansicht; *g*, der Rumpfwirbel, von dorsal; *h*, der Rumpfwirbel, von cranial; *i*, der Sacralwirbel, von ventral; *j*, der Schwanzwirbel, Seitenansicht; *ventB*, Richtung des Ventralbogens.

Fig. 7. Die Rippe.

Fig. 8. Das Brustbein.

Fig. 9. Das obere Extremitätskelet (rechtsseitig), von ventral. *Car II—V*, Carpale II—V; *Cent*, Centrale; *Cor*, Coracoideum; *Hum*, Humerus; *Int*, Intermedium; *Pcor*, Procoracoideum; *Cvent*, Crista ventralis; *R*, Radius; *Ra*, Radiale; *Scap*, Scapula; *Sscap*, Suprascapulare; *U*, Ulna; *Ul*, Ulnare; *II—V*, zweiter bis fünfter Finger.

Fig. 10. Der Beckengürtel, von ventral. *Acet*, Acetabulum; *Epip*, Processus epipubicus; *Fobt*, Foramen obturatum; *Il*, Ileum; *Pi*, Puboischium.

Fig. 11. Das hintere freie Extremitätskelet; von ventral. *Cap*, Kopf des Femur; *F*, Fibula; *Fem*, Femur; *Fib*, Fibulare; *Cent*, Centrale; *Int*, Intermedium; *Tar I—VI*, Tarsale I—VI; *T*, Tibia; *Tib*, Tibiale; *Trm*, Trochanter minor; *I—V*, Erste bis fünfte Zehe.

Die intrauterine Ausbildung der äußeren Körperform des Igels (Erinaceus europaeus L.) mit Berücksichtigung der Entwicklung der wichtigeren inneren Organe.

Von

H. Jacobfeuerborn.

(Aus dem anatomischen und zoologischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster i/W.)

Mit Tafel XIV—XVI und 1 Figur im Text.

Einleitung.

Die embryonale Entwicklung des Igels (*Erinaceus europaeus* L.) hat bisher verhältnismäßig wenig Bearbeitung gefunden. Und doch dürfte gerade der Igel wegen seines hohen geologischen Alters besondere Beachtung verdienen. So sagt LECHE: »Sie« (die Familie der Erinaceidae) »gehört zu den am frühesten auftretenden placentalen Säugetierfamilien, denn schon in den Phosphoriten des QUERCY begegnet uns nicht nur *Necrogymnurus*, sondern auch ein wirklicher *Erinaceus*, welcher somit zu den ältesten der heute lebenden Säugetiergattungen gehört«[1]. Nach M. WEBER trat *Erinaceus* »bereits im unteren Miocän auf. Er ist somit das älteste lebende Säugetier, da *Tapirus* und *Hyomoschus* erst im mittleren Miocän erscheinen«[2]. »Unter *Monodelphia* bleibt das Gehirn der Insectivoren auf niedrigster Stufe stehen und nähert sich am meisten dem Gehirn der Marsupialier. ZIEHEN weist namentlich auf die Übereinstimmung im Hirnbau bei *Erinaceus* und *Perameles* hin, die nicht Konvergenzerscheinung sein könne«[3].

Die primitive und niedrige Organisation und das Fortleben des Igels in ziemlich unverändertem Zustand durch lange geologische

---

[1] LECHE, 1896, S. 139, zitiert nach GRÖNBERG, Gösta. Die Ontogenese eines niederen Säugergehirns nach Untersuchungen an *Erinaceus europaeus*. In Zool. Jahrb. Bd. XV.

[2] M. WEBER, Die Säugetiere. Jena 1904. S. 382.

[3] M. WEBER, l. c. S. 368.

Perioden kann nach Grönberg »nur durch das eigentümliche Integument erklärt werden. Seine Stacheln haben ihn im Kampf ums Dasein so vollständig geschützt, daß er in fast allen andern Organsystemen sehr ursprüngliche Charaktere hat beibehalten können«[1].

Außer der zitierten Arbeit Grönbergs, der die Entwicklung des Igelgehirns untersucht hat, finden sich in der entwicklungsgeschichtlichen Literatur bisher fast nur Bearbeitungen frühester Entwicklungsstadien des Igels, insbesondere Untersuchungen über Placentation und Keimblätterbildung. An einem größeren Material hat vor allem Hubrecht diese Entwicklungsvorgänge behandelt[2]. Doch auch hier bedarf es, wie O. Schultze[3] sagt, noch weiterer Untersuchungen.

Der Mangel einer eingehenden Bearbeitung der gesamten intrauterinen Entwicklung des Igels dürfte seinen Grund vor allem in der Schwierigkeit finden, die die Beschaffung des Materiales bietet. Sein durchweg nicht häufiges Vorkommen und ein frappantes Überwiegen der männlichen Individuen[4] erschweren das Zusammenbringen eines größeren Materiales sehr.

Durch jahrelang fortgesetzte Bemühungen ist es nun Herrn Prof. Dr. med. et phil. E. Ballowitz, dem Direktor des hiesigen anatomischen und zoologischen Instituts, gelungen, in den Besitz einer sehr umfangreichen Sammlung von Igelembryonen zu kommen. Es konnten so, jeweils unter Benutzung eines ausgiebigen Materiales, in dem genannten Institut bereits zwei Untersuchungen zum Abschluß gebracht werden, welche die frühesten Entwicklungsstadien des Igels behandeln[5].

---

[1] Grönberg, l. c.

[2] Eine eingehendere Berücksichtigung der über *Erinaceus* und die übrigen Insectivoren (*Talpa, Sorex*) erschienenen entwicklungsgeschichtlichen Literatur liegt nicht in dem Rahmen dieser Arbeit, dürfte auch erst von Zweck sein, wenn die Bearbeitung des umfangreichen Materiales, das dieser Arbeit zugrunde liegt, abgeschlossen ist. Ich begnüge mich mit einer Zusammenstellung am Schlusse der Arbeit.

[3] O. Schultze, Grundriß der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. Leipzig 1897. S. 91.

[4] Auf ein Weibchen kommen gewöhnlich drei Männchen. Wenigstens war dies das durchschnittliche Verhältnis der in den Besitz des Herrn Prof. Ballowitz gelangten Tiere. (S. a. Keibel, in Anat. Anzeig. 1888, S. 631.)

[5] M. Kunsemüller, Die Eifurchung des Igels (*Erinaceus europaeus* L.) in dieser Zeitschr. Bd. LXXXV. (S. a.: E. Ballowitz, Zur Kenntnis der Eifurchung bei den Insectivoren, in: Anat. Anzeiger Bd. XXIX. 1906. S. 674 ff.) — W. Petermann, Zur Kenntnis der frühen Entwicklungsvorgänge am Ei des Igels (*Erinaceus europaeus* L.) vor Ausbildung der Medullarrinne, in dieser Zeitschr. Bd. LXXXV. — Vgl. auch: Morphologische Arbeiten aus dem anatomischen und zootomischen Institut der Königl. Universität Münster i. W. Bd. I Heft 3 u. 4. Leipzig, Wilhelm Engelmann 1906 u. 1907.

Herr Prof. Ballowitz hatte nun die Liebenswürdigkeit, mir eine große Anzahl *Erinaceus*-Embryonen aller Entwicklungsstadien zur Verfügung zu stellen, die mir den Versuch ermöglichte, an der Hand einer Reihe von Abbildungen einen Überblick über die gesamte intrauterine Entwicklung des Igels zu geben, soweit es sich um die Ausbildung der äußeren Körperform und die sich bereits im äußeren Habitus eines Embryo kundgebende Anlage und Entwicklung der wichtigsten inneren Organe handelt.

Herrn Prof. Ballowitz gestatte ich mir auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Material und Methode.

Bezüglich des mir vorliegenden Materiales sei folgendes bemerkt.

Den durchweg in gutem Zustand in seinen Besitz gelangten Tieren hatte Herr Prof. Ballowitz nach sofortiger Tötung die Uteri entnommen, nach Auftrennung derselben die einzelnen Fruchtkapseln herauspräpariert und z. T. frisch geöffnet und fixiert, z. T. in uneröffnetem Zustande konserviert. Weiterentwickelte Embryonen waren meist ganz aus den Embryonalhüllen herauspräpariert. Es konnten so gewöhnlich ohne weiteres nach den vorliegenden Präparaten die Zeichnungen angefertigt werden. Nur in einigen Fällen habe ich die Embryonen noch freigelegt oder aus den Fruchtkapseln herauspräpariert.

Nach genauer Durchmusterung des gesamten mir vorliegenden Materiales wurden dann die für meine Zwecke geeigneten Embryonen mit Leitzschen Lupen genau untersucht und gezeichnet.

Bei Anfertigung der Zeichnungen konnten mir als Richtschnur die Keibelschen Normentafeln[1] dienen. Ich wählte so, wie Keibel[2] es für die meisten Säuger für angebracht hält, für die ganze Entwicklungsreihe, mit Ausnahme der Fig. 26, des am weitesten entwickelten Embryo, der $2^1/_2$fach vergrößert dargestellt wurde, eine fünffache Vergrößerung. Es stellte sich allerdings als Notwendigkeit heraus, zu dieser Hauptreihe von Abbildungen eine weitere Reihe in zwanzig- oder zehnfacher Vergrößerung zu geben, da besonders bei den frühen Stadien die fünffache Vergrößerung doch nicht mit gewünschter Schärfe alle Einzelheiten hervortreten ließ. Aus diesem Grunde wurden von den frühesten Stadien eine ganze Reihe von Embryonen nur in zwanzigfacher Vergrößerung gezeichnet. Die von ihnen in die Hauptreihe aufgenommenen Zeichnungen in fünffacher Vergrößerung mögen nur dazu dienen, den Überblick über die Entwicklung des Embryo, wie ihn die Hauptreihe darstellt, zu vervollständigen.

---

[1] F. Keibel, Normentafeln für die Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Jena.

[2] Ders. Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Schweines (*Sus scrofa domesticus*). Jena 1897. S. 4 ff.

Daß ich von den frühen Stadien in zwanzigfacher Vergrößerung in der Entwicklung sich sehr nahe stehende Embryonen abgebildet habe, wird vielleicht nicht unerwünscht sein.

Die jungen, noch flach ausgestreckten Stadien empfiehlt KEIBEL[1] von der dorsalen Seite darzustellen; ich habe davon im allgemeinen abgesehen, da die tadellosen ventralen Ansichten, die das mir vorliegende Material bot, es für angebracht erscheinen ließen, hier einmal solche abzubilden. Zur Orientierung über die dorsale Ansicht dürften die zwei Abbildungen genügen, die ich von zwei herauspräparierten Embryonen angefertigt und der Figurenreihe eingefügt habe. Die weiteren Stadien wurden fast durchweg von der linken Seite dargestellt; zur Ergänzung wurden auch einige Embryonen von der rechten Seite gezeichnet.

Die Beleuchtung wurde von rechts vorn genommen. Jedoch enthalten die Zeichnungen manche Einzelheiten, die erst bei andrer Beleuchtung, teilweiser Beschattung usw., zu erkennen waren.

Es war mir nicht möglich, Embryonen nur gleicher Konservierungsart abzubilden. Auch im übrigen wurde auf die genaueren Größenverhältnisse der Embryonen nicht allzu großer Wert gelegt. Die Umrisse habe ich nicht mit dem Zeichenapparat, sondern nach sorgfältiger Messung mit einem Zirkel frei entworfen.

Die Fig. 32 (Taf. XV) war bereits früher angefertigt worden und wurde von Herrn Prof. BALLOWITZ in liebenswürdiger Weise mir zur Verfügung gestellt.

Was die Beschreibung der Embryonen angeht, so muß ich bemerken, daß vorläufig manche Bildungen nur angedeutet oder vermutet werden konnten. Eine genauere Untersuchung nach Serienschnitten muß da erst Aufschluß geben. Vor allem gilt dies für die frühen Stadien. Auch wurde von einer ganz eingehenden Beschreibung eines jeden Embryo, wie wohl selbstverständlich, Abstand genommen, da sie fortwährende Wiederholungen hätte bringen müssen.

Als Bezeichnung der Figuren habe ich fortlaufende Nummern genommen; und zwar enthält die erste Tafel eine Hauptreihe von 26 Abbildungen, die einen Gesamtüberblick über die Entwicklung des

---

[1] l. c.

Igels geben soll. Die weiteren zwei Tafeln enthalten die übrigen Abbildungen, die, meist in stärkerer Vergrößerung ausgeführt, zur Ergänzung dienen sollen.

Die Embryonen, die den Zeichnungen zugrunde liegen, waren gleichfalls fortlaufend numeriert. Die Nummer ist bei der Besprechung hinter die Figurenbezeichnung gesetzt, so daß sofort ersichtlich, ob ein Embryo der Hauptreihe, Fig. 1—26, später noch einmal wiedergegeben ist[1].

Über die Reihenfolge bei der Beschreibung sei bemerkt, daß ich die Figuren nach dem fortschreitenden Entwicklungsstande des Embryo erläutern werde. Es werden so bei der Besprechung die Fig. 27—44 jeweils der Hauptreihe Fig. 1—26 eingegliedert werden. Bei den ersten Figuren werde ich eine Ausnahme machen, indem ich die Fig. 1—4 zusammen besprechen werde, um erst dann die Abbildungen in zwanzig- oder zehnfacher Vergrößerung von diesen oder diesen nahe stehenden Embryonen folgen zu lassen. Die Fig. 45—47 werden besonders behandelt werden, da ich im Anschluß an die Schilderung der einzelnen Embryonen der Entwicklungsreihe die Beschreibung einiger Embryonen mit besonderer Rücksicht auf die Entwicklung der Eihüllen angefügt habe, soweit diese mit der Gestaltung und Lage des Embryo zusammenhängt. Zum Teil wird jedoch auch bei den übrigen Embryonen bereits hierauf hingewiesen.

Besprechung der Embryonen.

Fig. 1—4 (Taf. XIV). Vergrößerung 5/1, ventral. (Embryonen 1—4.)

Diese vier Abbildungen stellen in fünffacher Vergrößerung Embryonen dar, die noch fast ganz ausgebreitet, zum Teil etwas über die ventrale Seite gekrümmt sind, indem sie sich der Wand der Decidualkapsel anpassen. Die Zeichnungen bieten ventrale Ansichten. Im Umkreise des hinteren Teiles des Embryo erheben sich die Amnionfalten, die nach vorn in die Kopfkappe des Proamnion übergehen. Der Kopfdarm, bei dem Embryo der Fig. 1 soeben angelegt, zeigt bei

---

[1] Hier möchte ich bemerken, daß dieser Arbeit ursprünglich noch einige Abbildungen mehr beigefügt waren. In solcher Form wurde vorliegende Arbeit von der hohen philosophischen und naturwissenschaftlichen Fakultät der Westfälischen Wilhelms-Universität bei der Preisverteilung am 27. Januar 1907 mit einem Preise ausgezeichnet. In Übereinstimmung mit dem Herrn Referenten wurden nachträglich mehrere Zeichnungen zurückgestellt, die bei einer weiteren Bearbeitung des Materiales Veröffentlichung finden werden.

den Embryonen der Fig. 3 und 4 bereits Andeutungen der Kiemenbögen. Eine Schwanzdarmbucht ist bei dem Embryo der Fig. 1 noch kaum zu erkennen, bei den folgenden Stadien als seichte Furche im Entstehen begriffen. Die bei dem Embryo der Fig. 1 cranial von der Kopfdarmbucht soeben paarig angelegten Pericardräume lassen vermuten, daß sich die Herzanlagen herausbilden. Bei dem folgenden Stadium, Fig. 2, legen sich die paarigen Herzanlagen aneinander und zeigen bei dem Embryo der Fig. 3 bereits eine einheitliche Herzkammer mit dem nach vorn sichtbaren Bulbus aortae. Von hinten treten die ersten Anlagen der Venae omphalomesentericae, sich oberhalb der Kopfdarmbucht vereinigend, in die Herzanlage ein, die bei dem Embryo der Fig. 4 bereits sich etwas zu drehen beginnt. Die Medullarplatte, über deren sonstiges Verhalten die ventrale Ansicht keine sichere Auskunft geben kann, klafft im vorderen Teile bei den Embryonen der Fig. 1 und 2 noch sehr weit und schließt sich dann mehr und mehr bis auf den vorderen Neuroporus zusammen, unter gleichzeitiger Ausbildung der Augenblasen. Bei dem Embryo der Fig. 4 beginnt die Kopfanlage mit den Augenblasen sich bereits von der Placentarstelle abzuheben. Es tritt der Beginn der Scheitelbeuge ein. Zugleich bildet sich dadurch oberhalb der durchschimmernden Kiemenbögen die primitive Mundbucht aus. Die Stammzone der Embryonalanlage zeigt zu beiden Seiten einer vor einem hinteren Knoten endigenden dunklen Linie die Ursegmentanlagen.

Fig. 27, Taf. XV. Vergrößerung 20/1, ventral. (Embryo 1, Eisessig-Sublimat.)

Der Embryo, den Fig. 27 in zwanzigfacher Vergrößerung von der ventralen Seite darstellt, wurde durch Öffnen einer in toto mit Eisessig-Sublimat fixierten Fruchtkapsel freigelegt. Die Embryonalanlage liegt flach der inneren Wand der Fruchtkapsel an und ist nur, besonders am hinteren Ende, etwas über die ventrale Seite gekrümmt. Der hintere Teil des Embryo wird von den Amnionfalten begrenzt. Außerhalb des Embryo verläuft um das caudale Ende desselben eine helle Falte. Im Bereich des vorderen Teiles des Embryo ist das Proamnion[1] noch weit ausgedehnt. Der Embryo selbst ist vor allem charakterisiert durch die Anlage des Kopfdarmes. Zwei die Kopfdarmbucht jederseits begrenzende Falten lassen auch bereits die bis zu den hinteren Amnionfalten sich ausdehnende Darmrinne hervortreten. Oberhalb der Kopfdarmbucht erkennt man die paarigen Herzanlagen mit den Andeutungen der Venae omphalomesentericae[1]. Auch die Pericardräume sind wahrzunehmen. Das Medullarrohr klafft im vorderen Teile noch weit auseinander.

---

[1] Über Amnionbildung, Proamnion und Einwachsen des Mesoblasts in die Kopfkappe des Proamnion können natürlich erst Untersuchungen nach Querschnitten Gewißheit geben, die in größerer Ausdehnung von mir nicht angestellt wurden.

Zwei Verdickungen zu beiden Seiten des Nervenrohres im vorderen Teile lassen die Anlage der primitiven Augenblasen vermuten. Caudalwärts von der Kopfdarmbucht sieht man in der Medianlinie des Embryo eine dunkel erscheinende Rinne verlaufen, die im hinteren Teile des Embryo vor einem knopfartigen Wulste, diesen etwas umfassend, endigt. Diese dunkle Linie, die von zwei nur mit Mühe zu erkennenden helleren Linien eingefaßt wird und im hinteren Teile vertieft erscheint, wurde schon auf früheren Stadien von PETERMANN an der Unterseite von Embryonen gesehen. Sie entspricht der dorsalen Rückenfurche. PETERMANN sagt über dieselbe: »Ihre Entstehungsursache erblicke ich in dem Fehlen des Mesoderms an jener Stelle, so daß das äußere Blatt direkt an das innere grenzt. Da außerdem der Ectoblast hier noch meist weniger hoch ist als in der Umgebung, so entsteht eine beträchtliche Verdünnung, die sich als Vertiefung und im Bilde daher als dunkle Linie kundgibt«[2]. Querschnitte durch einen etwas weiter entwickelten Embryo bestätigen diese Erklärung. Von einer hellen Linie im Verlauf dieser Furche, die als Vorbuchtung der Chorda auf frühen Stadien von PETERMANN festgestellt wurde, ist auf diesen Stadien nichts mehr zu erkennen. Der helle Knopf am Ende der Furche ist der HENSENsche Knoten. Durch ihn macht sich das vordere Ende der Primitivrinne, die wir bei dem folgenden Bilde von der dorsalen Seite erkennen, ventralwärts bemerkbar. Von einem Caudalwulst, wie er auf früheren Stadien von PETERMANN[3] beschrieben wurde, ist bei diesem Embryo nichts zu sehen. Jedoch ist bei den folgenden Stadien am Ende der medianen Linie ein länglicher, bis an den Rand der Stammzone reichender Wulst sehr deutlich, der anscheinend der dorsalwärts bei Fig. 28 sichtbaren

---

[1] Als obere Grenze der Kopfdarmbucht treten jederseits zwei Falten auf. Ich halte die beiden oberen, unterhalb des Herzens sich vereinigenden, für die Venae omphalomesentericae. Ich schließe mich dabei an die Erklärung der Abb. 57 in SCHULTZES Grundriß der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere (1897) an. Die beiden andern Falten, die seitwärts die Kopfdarmbucht einschließen, mögen vielleicht mit der Anlage der Arteria omphalomesenterica in Verbindung stehen.

[2] PETERMANN in dieser Zeitschr. Bd. LXXXV, H. 3/4, S. 349.

[3] Ibid.

Primitivrinne entspricht, und den ich daher als »Primitivwulst« bezeichnen möchte.

Die Stammzone der Embryonalanlage der Fig. 27 läßt im mittleren Teile bereits etwa vier Paar Ursegmente erkennen.

Fig. 28, Taf. XV. Vergrößerung 20/1, dorsal. (Embryo 27; Eisessig-Sublimat.)

In dieser Figur haben wir in zwanzigfacher Vergrößerung die Abbildung eines Embryo von der Rückseite vor uns, der aus einer in toto fixierten Fruchtkapsel ganz herauspräpariert wurde. Der Embryo ist auf dunklem Grunde gezeichnet, so daß im hinteren Teile der Zeichnung die Schatten die dünneren bzw. durchsichtigeren Teile der embryonalen Anlage wiedergeben. Der Kopfteil des Embryo ist nicht mehr durchsichtig. Das Amnion wurde bis auf kleine Reste zerstört. Die Medullarwülste haben sich im oberen Teile ziemlich genähert; das Rohr ist auf eine Strecke hin dem Verschluß nahe. Die Gehirnabteilungen lassen sich erkennen. Die primitiven Augenblasen wölben den Stirnteil etwas vor; die zweite Wölbung des Kopfteiles ist durch die beginnende Verdickung in der Kopfdarmwandung, die Anlage des ersten Kiemenbogens, hervorgerufen. Zu beiden Seiten der Hinterhirnanlage läßt sich, allerdings nur schwer, als erste Anlage des Gehörorgans eine seichte Grube erkennen. Vom mittleren Teile des Embryo an treten caudalwärts die Medullarwülste weiter auseinander, um sich hinten wieder zu vereinigen. Sie fassen zwei dunkle bzw. an diesem Präparat dünne Streifen zwischen sich. Der erste wird die bereits bei dem Embryo der Fig. 27 erwähnte Rückenfurche sein, die vor einer Verdickung, dem Hensenschen Knoten, endigt. Betrachtet man den Embryo schräg von der Seite, so sieht man die hellere Stelle, die das hintere Ende des medianen Streifens umfaßt, als kleinen Wulst, auf dessen Höhe eine etwas längliche Öffnung als Ende der Linie auszumünden scheint. Es konnte dies auf der Zeichnung nur angedeutet werden. In der Verlängerung dieser Linie ist caudalwärts noch in ziemlicher Ausdehnung die Primitivrinne zu erkennen. Jederseits neben der Medullarplatte sind acht bis neun Urwirbel angelegt. Ventral von dem Kopfende sieht man den Pericardraum sich ausbreiten.

Fig. 29, Taf. XV. Vergrößerung 20/1, ventral. (Embryo 2; Zenkersche Flüssigkeit.)

Diese Figur gibt in zwanzigfacher Vergrößerung den in Fig. 2 abgebildeten Embryo wieder. Derselbe ist in Zenkerscher Flüssigkeit fixiert. Der vordere Teil des Embryo liegt der etwas nach innen vorgewölbten Placentarstelle der Fruchtkapsel flach auf, der hintere Teil ist, entsprechend der Kapselwand, etwas nach oben gebogen und nach rechts gewandt. (Über derartige nicht normale Lage später.) Das Medullarrohr klafft vorn noch sehr weit, im übrigen aber erscheint der Embryo gegenüber dem vorhergehenden weiter entwickelt. Die Kopfkappe des Proamnion ist etwa in derselben Ausdehnung vorhanden. Der Kopfdarm hat sich verlängert; es lassen sich auch bereits sehr gut die ersten Kiemenbögen erkennen. Oberhalb der angedeuteten primitiven Mundbucht tritt das Vorderhirn mit den Augenblasen deutlich hervor. Innerhalb des ausgedehnten Pericardraumes haben sich die paarigen Herzschläuche aneinander gelegt; jedoch ist noch ein trennendes Septum als dunkle Linie zu erkennen. Die Herzanlage zeigt deutlich eine Sonderung in Kammer und Bulbus aortae ausgebildet. Caudalwärts sieht man oberhalb der Kopfdarmbucht jederseits die Anfänge der Dottervenen in die Herzanlage eintreten. Die mittlere und hintere Partie der Embryonalanlage lassen jetzt die bei dem Embryo der Fig. 27 bereits angedeutete Darmrinne deutlicher erkennen. Dieselbe ist gegen die seitlichen und hinteren Amnionfalten durch eine seichte Furche begrenzt, an deren Rande zwei vorn die Kopfdarmbucht einschließende helle Linien verlaufen, welche ich als paarige, nach Schluß des Darmes als Arteria omphalomesenterica auftretende Gefäßanlagen deute. Vor den Urwirbeln verlaufen gleichfalls, soeben angedeutet, zwei helle Streifen: die paarige Aorta. Die dunkle Linie, die in der Mitte der Darmrinne hinzieht, und der an ihrem hinteren Ende vorhandene Wulst lassen sich an diesem Embryo wegen der Knickungen nicht gut erkennen.

Fig. 30, Taf. XV. Vergrößerung 20/1, ventral. (Embryo 28; Eisessig-Sublimat.)

Der Embryo, der dieser Zeichnung zugrunde liegt, wurde fixiert in Eisessig-Sublimat. Derselbe ist gerade gestreckt, jedoch der nicht ganz ebenen Placentarfläche angepaßt und etwas gebogen. Gegenüber dem vorigen Embryo läßt sich vor allem ein Fortschritt darin erkennen, daß die Medullarwülste vorn sich mehr genähert haben und ein Septum zwischen den beiden Herzschläuchen nicht wahrzunehmen ist. Die Darmrinne ist gut ausgeprägt; die hintere Darmbucht beginnt aufzutreten. Sehr gut ist die in der Mitte der Darmrinne verlaufende dunkle Linie zu verfolgen, mit ihrem etwas verbreiterten Ende vor einem Wulst. Diesen länglich ovalen Wulst verursacht, wie Fig. 28 ergibt, die Primitivrinne; er möge daher, wie schon oben bemerkt, als Primitivwulst bezeichnet werden. Das Proamnion ist an diesem Embryo nicht sehr ausgedehnt.

Fig. 31, Taf. XV. Vergrößerung 20/1; ventral. (Embryo 29; Eisessig-Sublimat.)

Der ein wenig über die ventrale Seite gebogene Embryo liegt, flach ausgestreckt, der inneren Fruchtkapselwandung an. Er gleicht sehr dem der vorigen Figur. Es ist jedoch der Verschluß des vorderen Medullarrohres und die Verschmelzung der Herzschläuche fortgeschritten. Die primitive Mundbucht beginnt sich deutlicher auszuprägen. Die hintere Amnionfalte ist etwas verbogen, da sie über die Placentarstelle herüberragt. Über die Ursegmente hin sieht man die paarige Aorta verlaufen.

Fig. 32, Taf. XV. Vergrößerung 20/1; ventral. (Embryo 3; ZENKERsche Flüssigkeit.)

Der flach ausgestreckte Embryo erscheint etwas über die linke Seite gebogen. Das Medullarrohr ist vorn noch ziemlich weit offen. Das breite Herz mit dem Bulbus aortae ist ziemlich einheitlich. Die Augenblasen treten nicht sehr hervor; jedoch beginnt das Vorderhirn sich nach vorn herüber zu neigen, so daß die Mundbucht deutlicher hervortritt. Die Darmrinne ist im hinteren Teile ziemlich breit und vertieft. Man sieht die paarige Aorta. Das hintere Ende der medianen dunkeln Linie ist verbreitert. Der Primitivwulst ist etwas länglich.

Fig. 33, Taf. XV. Vergrößerung 20/1; ventral. (Embryo 30; Eisessig-Sublimat.)

Der Embryo ist gerade gestreckt; nur das äußerste hintere Ende ist entsprechend der Fruchtkapselwand etwas nach oben gebogen. Das Medullarrohr ist vorn noch auf eine kurze Strecke hin, aber nicht weit, offen. Die Mundbucht sieht man angedeutet. Herzanlage mit Bulbus aortae erscheint einheitlich, etwas breit. Der Primitivwulst ist länglich; vor demselben ist die dunkle Medianlinie etwas verbreitert und vertieft.

Fig. 34, Taf. XV. Vergrößerung 20/1; dorsal. (Embryo 31; Eisessig-Sublimat.)

Der Embryo, den Fig. 34 darstellt, wurde aus einer in toto fixierten Fruchtkapsel herauspräpariert, vom Amnion bis auf kleine Reste befreit und von der dorsalen Seite gezeichnet. Ein Vergleich mit dem Embryo der Fig. 28 läßt uns verschiedene Fortschritte erkennen. Das Kopfende des Embryo ist etwas ventral gebeugt und zeigt dadurch den Beginn der Rückenbeuge an. Der Verschluß des Medullarrohres hat sich seiner Vollendung sehr genähert. Wie man bei einer Betrachtung des Embryo von der ventralen Seite sieht, ist vorn noch ein länglicher Neuroporus offen. Im hinteren Teile klaffen die Medullarwülste noch eine Strecke etwas weiter auseinander und sind gegen ihr Ende hin nur undeutlich abgegrenzt. Die Primitivrinne ist noch angedeutet. Im vorderen Teile des Nervenrohres sind die Gehirnabteilungen zu unterscheiden. Die Augenblasen sind stark vorgewulstet. Der Scheitelhöcker beginnt deutlicher aufzutreten. Zwei Kiemenbögen sind jederseits ausgebildet. Die Gehöranlage ist an diesem Embryo nicht zu erkennen. Vor dem Kopfteil des Embryos sieht man den Pericardraum sich ausbreiten. Ursegmente sind jederseits neun bis zehn abgegrenzt.

Fig. 35, Taf. XV. Vergrößerung 20/1; ventral. (Embryo 32; Zenkersche Flüssigkeit.)

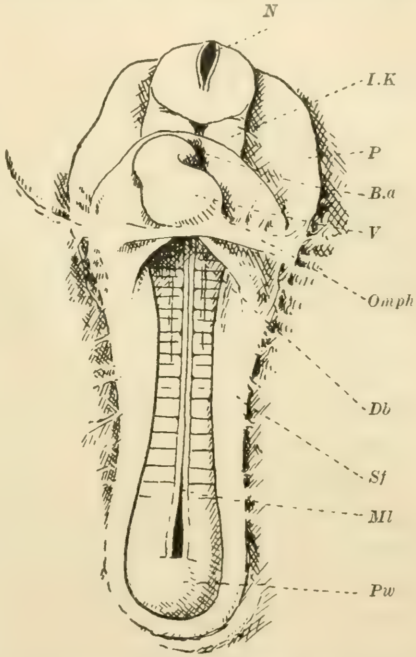
Der Embryo, den Fig. 35 von der ventralen Seite darstellt, liegt flach ausgebreitet der Placentarstelle der Fruchtkapsel an. Das Kopfende ist infolge des Auftretens der Scheitelbeuge etwas abgehoben, der ganze Embryo durch die Wölbung der Placentarstelle etwas über die dorsale Seite gekrümmt. Der vordere Neuroporus ist länglich offen. Die Mundbucht hat sich etwas deutlicher angelegt. Das Herz erscheint als einheitliche Anlage. Der Primitivknoten ist länglich; eine hintere Darmbucht hat sich noch wenig ausgeprägt. Um das hintere Ende erscheint eine ähnliche Bildung, wie wir sie in der Kopfkappe vor uns haben.

Fig. 36, Taf. XV; Vergrößerung 20/1; ventral. (Embryo 33; Eisessig-Sublimat.)

Der Embryo ist ziemlich gerade gestreckt, das Kopfende etwas nach rechts gewandt. Die Wölbung der Placentarstelle krümmt den Embryo etwas über die dorsale Seite. Die Scheitelbeuge ist eingetreten, und die Mundbucht bereits ziemlich vertieft. Die ersten Kiemenbögen sind sehr gut zu erkennen. Das Medullarrohr ist vorn noch auf eine kurze Strecke hin offen. Das Herz beginnt sich zu drehen, so daß der Bulbus aortae etwas seitlich zu liegen kommt. Auch bildet sich anscheinend die Verschmelzungsstelle der beiden die Venae omphalomesentericae darstellenden Falten oberhalb der vorderen Darmbucht deutlicher zum Vorhof aus. Auf der Darmrinne sieht man die paarige Aorta als helle Streifen über die Ursegmente hin verlaufen. Im hinteren Teile ist der Embryo etwas verbreitert. Der Primitivwulst ist ziemlich kurz, die mediane dunkle Linie etwas vor ihrem Ende am breitesten.

Textfig. 1. Vergrößerung 20/1; ventral. (Embryo 34; Zenkersche Flüssigkeit.)

Der Kopfteil des Embryo ist etwas nach links gewandt. Der hintere Teil der Embryonalanlage ist in der Mitte etwas nach der ventralen Seite gewölbt, dann wieder das caudale Ende infolge seiner Lage am Rande der Placentarstelle etwas abgehoben. Die obere Grenze der Kopfkappe ist in der Ansicht etwas hinter den Kopfteil des Embryos gerückt. Durch etwas stärkeres Hervorneigen des Vorderhirns hat sich die Mundbucht deutlicher ausgeprägt. Auch die ersten Kiemenbögen treten sehr gut hervor. Das Medullarrohr klafft oben noch in kurzer Ausdehnung. Das Herz ist etwas schräg gelagert; der Vorhofteil scheint in der Ausbildung zu sein. Ein heller Streifen, der nach rechts von der Embryonalanlage eine Strecke weit zu verfolgen ist, wird wahrscheinlich eine schon weiter ausgebildete Vena omphalomesenterica sein. Weitere kleine helle Streifen, die man von dem Rande der Darmrinne ausgehen sieht, werden wohl ebenfalls Blutbahnen darstellen.



N, Neuroporus; *I.K*, erster Kiemenbogen; *P*, Kopfkappe des Proamnion; *B.a*, Bulbus aortae *V*, Herzkammer; *Omph*, Vena omphalomesenterica; *Db*, Kopfdarmbucht; *Sf*, Seitenfalten des Amnion; *Ml*, Medianlinie; *Pw*, Primitivwulst.

Fig. 4, Taf. XIV. Vergrößerung 5/1; ventral. (Embryo 4; Zenkersche Flüssigkeit.)

Es sei hier der Embryo 4, der bereits eingangs beschrieben wurde, noch einmal besprochen. Dieser flach ausgestreckt der etwas vorgewölbten Placentarstelle aufliegende Embryo läßt in der Herzanlage etwas Fortschritt erkennen, indem man den Vorhofteil bereits ziemlich gut ausgebildet sieht. Die primitive Mundbucht hat sich weiter vertieft. Die ersten Kiemenbögen sind sehr gut zu erkennen. Der Neuroporus ist verhältnismäßig weit. Der hintere Teil des Embryo zeigt kaum weitere Veränderung; nur die hintere Darmpforte hat sich etwas schärfer ausgeprägt. Prominierende Züge auf der Placentarstelle, blasige Hervortreibungen des Chorion, zeigen um die Kopfkappe des Embryo herum strahlige Anordnung.

Fig. 37, Taf. XV. Vergrößerung 20/1; ventral. (Embryo 35; ZENKERsche Flüssigkeit.)

Der Embryo, den Fig. 37 darstellt, ist leider nicht ganz intakt; er wurde dennoch gezeichnet, weil er gegenüber dem vorhergehenden gewisse Fortschritte zeigt. Vor allem ist die Nackenbeuge bedeutend stärker geworden und der vordere Neuroporus nur noch eng. Die Darmrinne läßt genauere Einzelheiten nicht erkennen, zeigt im ganzen aber noch ähnliches Aussehen, wie bei den vorhergehenden Embryonen. Die ganze Embryonalanlage ist stark über die ventrale Seite gekrümmt.

Fig. 5, Taf. XIV. Vergrößerung 5/1; ventral. (Embryo 5; Eisessig-Sublimat.)

Der Embryo, den Fig. 5 in fünffacher Vergrößerung von der ventralen Seite darstellt, zeigt gegenüber den bisher geschilderten einen merklichen Fortschritt in der Entwicklung. Es fällt vor allem die neben der Scheitelbeuge jetzt aufgetretene Rückenkrümmung auf. Der Embryo hat den Oberkörper von der Unterlage abgehoben, die Kopfkappe hat sich dicht um denselben gelegt, und der Embryo ragt so mit seinem Kopfteil in den Dottersack hinein. Das hintere Körperende hat sich noch wenig verändert. Die Darmrinne erscheint etwas vertieft, indem die an ihrem Rande verlaufenden Falten sich verdickt haben. Im vorderen Teile verengt sie sich. Sehr gut sind wegen kleiner Verletzungen und Faltungen besonders am hinteren Ende des Embryo die sonstigen Verhältnisse nicht zu erkennen. Etwas caudalwärts von der vorderen Darmbucht erscheint der Embryo ein wenig über die dorsale Seite gekrümmt.

Fig. 6, Taf. XIV. Vergrößerung 5/1; ventral. (Embryo 6; Eisessig-Sublimat.)

Dieser Embryo zeigt ähnliches Verhalten wie der vorhergehende.

Die hintere Darmbucht hat sich sehr vertieft. Zu beiden Seiten des Embryo erweitert sich das Exocölom, dadurch, daß die hintere Hälfte des Embryo sich etwa in der Mitte nach vorn, also ventralwärts, krümmt. Der Oberkörper ist stark vornherüber geneigt. Das Neuralrohr scheint vorn geschlossen zu sein. Die Mundbucht ist sehr deutlich; auch die ersten Kiemenbögen sind zu erkennen. Sonstige Einzelheiten läßt das Proamnion, das den Oberkörper umhüllt, nicht erkennen.

Fig. 7, Taf. XIV. Vergrößerung 5/1; von links. (Embryo 7; Zenkersche Flüssigkeit.)

In dieser Figur wurde ein Embryo, der dem vorhergehenden ähnlich ist, von der Seite dargestellt, um die Krümmungen deutlicher hervortreten zu lassen. Der Scheitelhöcker ist fast rechtwinkelig ausgebildet. Noch stärker ist der Embryo in der Gegend der vorderen Darmbucht über die ventrale Seite gebeugt. Das hintere Ende krümmt sich dann noch etwas über die dorsale Seite, so daß der Embryo nur an zwei Stellen, in der Mitte des Rückens und am caudalen Ende, die Placentarstelle berührt. (Es sei bemerkt, daß bei diesem Embryo die Krümmungen in etwas stärkerer Weise aufgetreten sind, wie es für dies Entwicklungsstadium gewöhnlich beobachtet wurde.) Der Dottersack wurde etwas abpräpariert, so daß man in das Exocölom sieht. Er zeigt im Bereiche des mittleren und hinteren Körperteiles des Embryo zarte, verzweigte Streifen als Gefäßanlagen. Der Schwanzdarm ist nur erst als vertiefte Rinne angelegt. Das vom Proamnion umhüllte Kopfende des Embryo ist durch starkes Wachstum des Vorderhirns ausgezeichnet. Die primitive Mundbucht hat sich sehr vertieft. Zwischen ihr und dem Herzbeutel sieht man zwei bis drei Kiemenbögen angelegt.

Fig. 8, Taf. XIV. Vergrößerung 5/1; ventral. (Embryo 8; Eisessig-Sublimat.)

Bei diesem Embryo treten die Krümmungen außer der ebenso stark ausgebildeten Scheitelbeuge nicht so hervor, wie bei dem vorhergehenden. Das Schwanzende ist infolge seiner Lage am Rande der Placentarstelle stark nach vorn umgeknickt. Man sieht die beiden Venae omphalomesentericae weiter angelegt. Das Herz erscheint, von vorn betrachtet, als **S**-förmig gebogener Schlauch. Über dem Herzbeutel schließen die ersten Kiemenbögen fast aneinander. Auf dem Scheitel des Embryo erkennt man die Gehirnbläschen. Die Darmrinne ist vorn ziemlich schmal und tief. Ihr Verhalten im hinteren Teile des Embryo ist wegen der Knickungen nicht zu sehen.

Fig. 9, Taf. XIV. Vergrößerung 5/1; von links. (Embryo 9; Eisessig-Sublimat.)

Die Fig. 9 stellt einen Embryo dar, der aus einer in toto fixierten Fruchtkapsel herauspräpariert und von Dottersack und Amnion befreit wurde. Man sieht den Embryo von der linken Seite. Die Krümmungen gleichen denen der zuletzt geschilderten Embryonen; nur die Krümmung des unteren Teiles des Embryo über die dorsale Seite kommt nicht so sehr zum Ausdruck. Doch ist auch hier eine kleine Wölbung der mittleren Körperpartie vorhanden, die noch dadurch mehr hervortritt, daß die seitlichen Amnionfalten einen entgegengesetzten Bogen bilden. Am Kopfe ist das Vorderhirn sehr stark ausgebildet und scheint im Begriffe zu sein, die Hemisphären zu bilden. Eine Augenanlage ist undeutlich, aber auch zu erkennen. Als Anlage des Gehörorgans ist dorsal vom zweiten Kiemenbogen ein dunkler Punkt mit heller Umsäumung wahrzunehmen. Die Mundbucht ist sehr tief. Drei Kiemenbögen sind deutlich ausgebildet; der erste beginnt, sich in Ober- und Unterkieferfortsatz zu teilen. Der Herzbeutel ist fest gegen die Kiemenbögen gepreßt. Caudal vom Herzen macht sich die Leber bemerkbar. Die Kiemenbögenregion setzt sich caudalwärts in einen Wulst fort, der neben den Ursegmenten nach hinten zieht: die Extremitäten- oder Wolfsche Leiste. In der Gegend der Kopfdarmbucht ist der Wulst am stärksten; dort bildet sich die obere Extremität. Nach hinten verflacht sich die Leiste. Die caudalen Amnionfalten beherrschen noch den Schwanzfortsatz. Der Schwanzdarm ist aber bereits als tiefere Grube angelegt. Das Medullarrohr zeigt bei einer Betrachtung von der dorsalen Seite vorn die drei primitiven Hirnbläschen.

Fig. 10, Taf. XIV. Vergrößerung 5/1; ventral. (Embryo 10; Rablsche Flüssigkeit.)

Die Figur zeigt einen Embryo vom Stadium des Beginnes der Schwanzdarmbildung in der natürlichen Lage im Innern der Fruchtkapsel. Er ruht gewissermaßen mit der hinteren Körperhälfte auf der vorgewölbten Placentarstelle. Der vordere Körperteil ragt etwa mit einem rechten Winkel gegen das Dottersacklumen vor. Man sieht die Hirnabteilungen und das Augenbläschen. Die Herzgegend kennzeichnet sich durch einen starken Wulst. Die Darmrinne ist im vorderen Teile ziemlich schmal und tief; nach hinten verbreitert sie sich etwas und hat einen kurzen Schwanzdarm gebildet. Zahlreiche Blutbahnen, welche man besonders am hinteren Ende vom Embryo ausgehen sieht, vereinigen sich anscheinend teilweise zu der noch paarigen Arteria omphalomesenterica, die etwas oberhalb des Randes der Placentarstelle nach jeder Seite hin verläuft. Vorn, an der Kopfdarmbucht, sieht man auch die erste Anlage einer Vena omphalomesenterica. Das caudale Ende des Embryo ist etwas ungewöhnlich breit entwickelt, wohl infolge seiner Lage an der Grenze der Placentarstelle. Die Verdickung deutet auf den Beginn der Allantoisbildung hin.

Fig. 11, Taf. XIV. Vergrößerung 5/1; von links. (Embryo 11; Eisessig-Sublimat.)

Der Embryo wurde aus einer in toto fixierten Fruchtkapsel herauspräpariert und von Dottersack und Amnion befreit. Ein Vergleich mit dem Embryo der Fig. 9 zeigt, daß die Krümmungen bei diesem Embryo insofern zugenommen haben, als bereits der Beginn der spiraligen Drehung eintritt. Es wendet sich nämlich das hintere Körperende etwas nach rechts hin und dreht zugleich die ventrale Seite desselben etwas. Das Kopfende scheint so etwas nach links gewandt. In der Entwicklung des Embryo sind manche Fortschritte wahrzunehmen. Das Vorderhirn hat deutliche Hemisphären ausgebildet. Die Teilung des ersten Kiemenbogens in einen oberen und unteren Fortsatz tritt hervor. Cranial vom oberen Fortsatz, dem Oberkieferfortsatz, liegt das Augenbläschen. Dorsal vom ersten Kiemenbogen, an der Grenze des Rautenhirns, ist ein kleiner Wulst zu erkennen. Es wird dort das Ganglion des Trigeminus angelegt sein. Dorsal vom zweiten Kiemenbogen erkennt man das Gehörbläschen. Der Herzschlauch läßt die Form eines **S** erkennen. Er scheint Blut zu enthalten. Unterhalb des Herzens liegt ein Wulst, der durch die Leberanlage hervorgerufen ist. Die Extremitätenleiste, die wir bei dem Embryo der Fig. 9 in der ersten Entwicklung sehen, läßt hier bereits deutlicher die Anlage der vorderen Extremität erkennen. Die seitlichen Amnionfalten, die caudal von dem Leberwulste ansetzen, wenden sich nach hinten zunächst etwas dorsal, um dann oberhalb der bereits gut entwickelten Schwanzknospe in eine etwas lappige Verdickung, die beginnende Allantoisbildung, überzugehen. Bei Betrachtung von der ventralen Seite sieht man caudalwärts von der vorderen Darmbucht, die auf der Zeichnung zu erkennen ist, die seichte und schmale Darmrinne, die sich hinten etwas verbreitert und in den kurzen Schwanzdarm übergeht.

Fig. 12, Taf. XIV. Vergrößerung 5/1; von links. (Embryo 12; RABLsche Flüssigkeit.)

Diese Zeichnung stellt in fünffacher Vergrößerung wiederum einen

Embryo in seiner natürlichen Lage im Innern der Fruchtkapsel dar. Die Krümmung des Embryo in der Mitte des Körpers, die Rückenbeuge, hat zugenommen und ist sehr stark ausgeprägt. Der Oberkörper ist, abgesehen von der Scheitelbeuge, ziemlich gerade gestreckt. Die hintere Körperhälfte ist in der Mitte über die dorsale Seite gekrümmt; die ventrale Fläche ist am caudalen Ende etwas nach rechts gewandt. Infolge dieser Krümmungen und beginnenden spiraligen Drehung hat sich das Exocölom weiter ausgedehnt. Auf dem Dottersack verläuft aus der vorderen Darmbucht die eine Vena omphalomesenterica, caudalwärts zahlreiche Gefäße, die sich zu der noch paarigen Anlage der Arteria omphalomesenterica vereinigen. Die Allantois sieht man angedeutet. Der Oberkörper des Embryo ist vom Proamnion umgeben. Man erkennt durch die Umhüllung die Hemisphären des Vorderhirns, das Mittel- und Rautenhirn. Auch Augenanlage und Gehörbläschen lassen sich wahrnehmen. Kiemenbögen sind drei zu erkennen; der erste zeigt die beiden Fortsätze. Die Herzgegend ist stark vorgewölbt. Dorsal von der Kopfdarmbucht sieht man die Extremitätenleiste mit der Anlage der vorderen Extremität.

Fig. 38, Taf. XVI. Vergrößerung 10/1; von links. (Embryo 36; Eisessig-Sublimat.)

Der Embryo, den Fig. 38 in zehnfacher Vergrößerung darstellt, gleicht in der Entwicklung ungefähr dem der Fig. 12. Die Abbildung zeigt ihn ebenfalls mit den Hüllen. Dem Kopfende liegt das Amnion und der Dottersack dicht an. Die Rückenkrümmung ist stärker ausgeprägt. Die hintere Darmbucht und die Allantoiswucherung sind zu erkennen. Caudal vom Herzwulst sieht man die Leberanlage.

Fig. 13, Taf. XIV und Fig. 39, Taf. XVI. Vergrößerung 5/1 bzw. 10/1; von links bzw. von rechts. (Embryo 13; Eisessig-Sublimat.)

Der in Eisessig-Sublimat fixierte Embryo, den Fig. 13 in fünffacher Vergrößerung von der linken Seite und Fig. 39 in zehnfacher Vergrößerung von der rechten Seite darstellt, wurde aus einer vor dem Fixieren geöffneten Fruchtkapsel herauspräpariert. Gegenüber dem Embryo der vorigen Figur ist ein merklicher Fortschritt zu erkennen. Die Zusammenkrümmung und spiralige Drehung des Embryo hat sehr zugenommen. Das starke Wachstum besonders des Mittelhirns hat die Scheitelbeuge verstärkt. Der bisher noch ziemlich gerade gestreckte Oberkörper beginnt den Nackenhöcker zu bilden. Das hintere Körperende hat sich stark gekrümmt und nach rechts gedreht, so daß das Schwanzende mit der vor ihm als Wulst ausgebildeten Allantois etwas nach unten sieht. Die Entwicklung des Gehirns ist sehr fortgeschritten. Die Hemisphären beginnen sich seitlich oberhalb der Mundbucht zu dem Riechfeld abzuflachen. Augen- und Gehöranlage sind zu erkennen. Die hinteren Kiemenbögen sind anscheinend in die Tiefe eines Sinus praecervicalis verlagert. Der erste Kiemenbogen zeigt den gut ausgebildeten Oberkieferfortsatz. Das Herz erscheint als gewundener Schlauch und läßt die Abteilungen, Vorhof, Ventrikel und Bulbus aortae, erkennen. Unterhalb des Herzens hat sich die Leber ausgebildet. Die Extremitätenleiste ist bis in die Nähe des Schwanzendes angelegt und zeigt, wie besonders Fig. 39 erkennen läßt, die Anlage der vorderen und hinteren Extremität.

Fig. 40, Taf. XVI. Vergrößerung 10/1; von links. (Embryo 37; Eisessig-Sublimat.)

Der Embryo zeigt uns die Entwicklung des Amnion auf diesem Stadium. Er wurde aus einer in toto fixierten Fruchtkapsel herauspräpariert. Der Dottersack ist an der linken Seite des Embryo abgelöst, so daß das dem hinteren Körperende eng anliegende Amnion sichtbar wurde. Das Amnion hat sich ganz geschlossen, ist aber etwas caudal von der Gegend der stärksten Krümmung des Embryo dorsal noch mit dem Chorion durch einen dünnen Stiel, den Amnionnabel, verbunden. (Es sei auch auf die Fig. 45 verwiesen, wo man gleichfalls bei einem Embryo etwas früheren Entwicklungsstadiums den Amnionnabel sieht. Er ist dort etwas kürzer und dicker.)

Fig. 14, Taf. XIV. Vergrößerung 5/1; von links. (Embryo 14; ZENKERsche Flüssigkeit.)

Der aus einer bereits vor dem Fixieren geöffneten Fruchtkapsel herauspräparierte Embryo, den Fig. 14 darstellt, zeigt vor allem in der Zusammenkrümmung einen weiteren Fortschritt. Die Nackenbeuge ist so stark entwickelt, daß der Stirnteil des Embryo in der Nähe des stark gedrehten hinteren Körperendes liegt. Die Hemisphären des Vorderhirns haben sich weiter ausgebildet. Die Stelle des Riechfeldes zeigt eine schwache längliche Vertiefung. Dadurch tritt eine Sonderung der seitlichen Stirnteile in die lateralen und medialen Stirnfortsätze in die Erscheinung. An den lateralen Stirnfortsatz legt sich jederseits der Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens an. Die Herzanlage läßt deutlich einen Vorhof- und einen Kammerteil unterscheiden. Unterhalb des Herzens hat offenbar die Ausbildung der Leber einen weiteren Fortschritt gemacht. Die obere Extremität ist angelegt in der Form eines ventral gerichteten Wulstes der Extremitätenleiste.

Fig. 15, Taf. XIV und Fig. 41, Taf. XVI. Vergrößerung 5/1 bzw. 10/1; von links bzw. von rechts. (Embryo 15; Zenkersche Flüssigkeit.)

Der in Fig. 15 in fünffacher und in Fig. 41 in zehnfacher Vergrößerung dargestellte Embryo wurde aus einer vor dem Fixieren geöffneten Fruchtkapsel herauspräpariert. Die Zusammenkrümmung dieses etwas weiter entwickelten Embryo zeigt ein etwas andres Bild als bei dem Embryo der Fig. 14. Die scharfe Biegung, die vor dem Auftreten der Nackenkrümmung als Rückenkrümmung den Embryonalkörper in der Mitte stark zusammenbeugte, beginnt wohl infolge der weiteren Entwicklung der Leber und der Urniere sich etwas auszugleichen, so daß der ganze Körper eine gleichmäßigere Krümmung zeigt, die allerdings noch weiter zunimmt. Der Kopf des Embryos zeigt vor allem das Mittelhirn stark entwickelt. Auch die Hemisphären des Vorderhirns haben sich ausgedehnt. Die Riechgrube ist etwas vertieft. Der Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens ist mit dem lateralen und medialen Stirnfortsatz verwachsen. Im Verlauf der Verwachsungsnaht mit dem lateralen Stirnfortsatz, der Tränenfurche, liegt die Augenanlage, die in der Mitte eine kleine Vertiefung, das Linsengrübchen, zeigt. Dorsal vom ersten Kiemenbogen ist das Ganglion des Trigeminus angedeutet. Dorsal vom zweiten Kiemenbogen schimmert das Gehörbläschen als dunkle Stelle mit hellem Rande durch. Das Rautenhirn, bzw. die verdünnte Decke des vierten Ventrikels, ist deutlich zu erkennen. Der Herzwulst ist noch von einer durchsichtigen Haut bedeckt. Doch ist bereits die Anlage der definitiven Bauchwand dorsalwärts zu erkennen. Das Herz läßt deutlich Vorhof und rechten und linken Kammerteil unterscheiden. Die obere Extremität hat sich weiter entwickelt, auch die Anlage der hinteren Extremität beginnt deutlicher hervorzutreten. Die Ursegmentplatte, die vorn, wohl infolge der ventralwärts vorwachsenden Nerven, eine dorsale und eine ventrale Partie zeigt, hat etwa 35—36 Ursegmente angelegt. Die Allantois, die Fig. 41 sehr schön zeigt, hat die Form eines Bläschens. Gefäßanlagen in der Allantois sind noch nicht zu erkennen.

Fig. 16, Taf. XIV. Vergrößerung 5/1; von rechts. (Embryo 16; Rablsche Flüssigkeit.)

Diese Zeichnung veranschaulicht die natürliche Lage eines Embryo auf diesem Entwicklungsstadium. Die etwa in der Mitte der ziemlich unebenen Placentarstelle aufliegende Embryonalanlage ragt mit dem oberen Teile des Körpers in den Dottersack. Die Dottersackwand und das Amnion, bzw. das Proamnion, liegen dem Oberkörper dicht an. Der ganze Körper ist stark spiralig zusammengekrümmt. Der hintere Teil der Spirale ruht gewissermaßen auf der Unterlage; die Allantois, die man durchschimmern sieht, kann so bequem die Placentarstelle erreichen. Der Dottersack hat sich im Bereiche des hinteren Embryonalkörpers vom Chorion abgehoben. Es tritt so das Exocölom deutlich in die Erscheinung. Gefäße im Bereich des hinteren Körperendes vereinigen sich zu der jetzt unpaaren Arteria omphalomesenterica, die sich weiterhin gabelt. Der Oberkörper des Embryo neigt sich nach der rechten Seite. Man erkennt die Form des Rautenhirns und sieht das Gehörbläschen deutlich durchschimmern. Auch der starke Herzwulst und die Anlage der Extremitäten treten hervor.

Fig. 42, Taf. XVI. Vergrößerung 10/1; von links. (Embryo 38; Zenkersche Flüssigkeit.)

Der in dieser Figur in zehnfacher Vergrößerung dargestellte Embryo zeigt, da er etwas von vorn gesehen ist, die Ausbildung des Vorderhirns und der Hemisphären. Die längliche Riechgrube ist vertieft. Der Stirnfortsatz, der mit seinem lateralen und medialen Teil die Nasengrube begrenzt, schiebt sich etwas unter den Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens, mit dem er verwachsen ist. Das Auge zeigt das Linsengrübchen. Das Mittelhirn hat sich mächtig ausgedehnt. Der erste und zweite Kiemenbogen beginnen ventral zu verwachsen. Das Herz läßt Vorhof, rechten und linken Kammerteil erkennen. Unterhalb des Herzens nimmt man die Leberanlage wahr. Die vordere Extremität hat eine rundliche Endplatte ausgebildet, auf deren distalem Rande eine bei gewisser Beleuchtung sichtbare ganz schwache Leiste verläuft. Dieselbe ist auch an der hinteren Extremität festzustellen. Der hintere Körperteil ist stark spiralig zusammengedreht. Nach unten sieht man den Allantoisstiel.

Fig. 17, Taf. XIV und Fig. 43, Taf. XVI. Vergrößerung 5/1 bzw. 10/1; von links bzw. von rechts. (Embryo 17; Zenkersche Flüssigkeit.)

Der in diesen beiden Figuren dargestellte Embryo steht etwa in der Entwicklung auf derselben Stufe wie der vorhergehende. Er zeigt jedoch eine Zunahme der spiraligen Drehung, die bei diesem Embryo wohl ihren Höhepunkt erreicht hat. Der Stirnteil des Embryo ist fest gegen die linke Bauchseite gepreßt, so daß die linke vordere Extremität die Kiemenbögen berührt. In der Fig. 43 erkennt man cranial von der vorderen Extremität die Grenze der definitiven Bauchwand und sieht durch die durchsichtige Verschlußmembran Herz und Leberanlage durchschimmern.

Fig. 18, Taf. XIV. Vergrößerung 5/1; von links. (Embryo 18; Zenkersche Flüssigkeit.)

Der in dieser Figur abgebildete Embryo zeigt noch sehr starke spirale Zusammenkrümmung. Im Auge hat sich die Linse angelegt. Der erste und zweite Kiemenbogen sind ventralwärts nicht mehr deutlich gesondert. Zu beiden Seiten der zwischen ihnen vorhandenen Rinne beginnen die Auricularhöcker aufzutreten. Die vordere Extremität mit deutlicher distaler Leiste richtet die länglichrunde Endplatte schräg caudalwärts. Die ventrale (innere) Endplattenfläche legt sich der Bauchwand an. Das Herz schimmert durch. Caudalwärts von der vorderen Extremität sieht man einen hellen Streifen durch die Bauchwand hindurchschimmern, wahrscheinlich die Urnierenanlage. Die Segmentierung dehnt sich ventralwärts auf die Bauchwand und dorsalwärts über das Nervenrohr hin aus.

Fig. 19, Taf. XIV. Vergrößerung 5/1; von links. (Embryo 19; Eisessig-Sublimat.)

Die starke Krümmung, die der vorhergehende Embryo noch aufweist, hat sich bei dem Embryo der Fig. 19 bereits beträchtlich ausgeglichen. Hervorgerufen wird die allmähliche Streckung des Embryo wahrscheinlich durch die mächtige Entwicklung der Bauchorgane, vor allem der Leber. Das Hemisphärenhirn hat sich weiter ausgedehnt, ebenso Mittel- und Hinterhirn. Der Kopf erscheint im Bereiche des Mittelhirns seitlich etwas abgeplattet. Die Verschmelzung des ersten und zweiten Kiemenbogens ist fortgeschritten. Das Gesicht des Embryo liegt der Bauchwand an. An den Extremitäten ist die Endleiste zu erkennen. Caudalwärts von der vorderen Extremität sieht man auf der Wolfschen oder Extremitätenleiste den Anfang der Milchleiste verlaufen. Das verdünnte Schwanzende ist scharf umgebogen. Durch die Bauchwand sieht man Herz und Leberanlage durchschimmern.

Fig. 20, Taf. XIV. Vergrößerung 5/1; von links. (Embryo 20; Eisessig-Sublimat.)

Die Streckung des Embryo hat zugenommen. Die Milchleiste, die bei dem vorhergehenden Embryo in der ersten Anlage auftritt, hat sich caudalwärts ausgedehnt. Die Extremitätenendplatten zeigen deutlich am distalen Rande eine schwache Leiste. Die beiden ersnte Kiemenbögen sind bis auf eine längliche Rinne, zu deren beiden Seiten die Auricularhöcker auftreten, verwachsen. Die Riechgrube ist länglich. Die Hemisphären haben sich weiter ausgedehnt.

Fig. 21, Taf. XIV. Vergrößerung 5/1; von links. (Embryo 21; RABLsche Flüssigkeit.)

Bei dem Embryo, den Fig. 21 darstellt, ist die Milchleiste bis zur Ansatzstelle der hinteren Extremität ausgebildet. Die Endplatte der vorderen Extremität erscheint etwas verbreitert. Der Spalt zwischen dem ersten und zweiten Kiemenbogen ist bis auf eine seichte Grube verschwunden. Zu beiden Seiten derselben sind die Auricularhöcker ausgebildet. Auf dem Rücken des Embryo bereitet sich die Anlage des Rückenmuskels vor.

Fig. 44, Taf. XVI. Vergrößerung 10/1; von links. (Embryo 39; Eisessig-Sublimat.)

Der Embryo, den Fig. 44 in zehnfacher Vergrößerung darstellt, ist in der Entwicklung gegenüber dem vorigen nur ein wenig fortgeschritten. Die Milchleiste deutet den Beginn der Sonderung in die einzelnen Milchdrüsenanlagen an. Die Schnauze hat sich etwas vom Bauch abgehoben.

Fig. 22, Taf. XIV. Vergrößerung 5/1; von links. (Embryo 22; ZENKERsche Flüssigkeit.)

Der Fortschritt in der Entwicklung äußert sich bei dem Embryo, den Fig. 22 darstellt, vor allem in einem mächtigen Wachstum des Gesichtsteiles und charakteristischer Herausbildung der Schnauze. Das Gesicht liegt bei diesem Embryo dem Bauch noch fest an. Die seichte Furche, die von dem ersten Kiemenspalt noch übrig geblieben ist, sieht man am ventralwärts gerichteten Ende etwas vertieft. Es bildet sich hier die äußere Ohröffnung. Zu beiden Seiten der Furche sind die Auricularhöcker ausgebildet. Die Endplatte der vorderen Extremität bereitet die Gliederung vor. Die hintere Extremität erscheint noch stummelförmig, mit wenig ausgebildeter Endplatte. Auf der distalen Kante der Extremitätenendplatte sieht man eine schwache Leiste. Die Milchlinie zerfällt in einzelne Abteilungen.

Fig. 23, Taf. XIV. Vergrößerung 5/1; von links. (Embryo 23; Eisessig-Sublimat.)

Bei diesem Embryo hat sich die Schnauze bedeutend gestreckt und vorn verbreitert. Am hinteren Ende der Tränenfurche sind zwei Tasthaarpapillen angelegt. Die Unterlippe ist noch sehr kurz und der Brust des Embryo fest aufgepreßt. In den Augen sind anscheinend Spuren von Pigment zu erkennen. Der Augenwulst beginnt etwas tiefere Lage anzunehmen. Das Vorderhirn hat sich anscheinend sehr ausgedehnt. Der Scheitel- und Nackenhöcker sind bedeutend zurückgegangen, auch die spiralige Drehung des hinteren Körperendes des Embryo ist fast verschwunden. Die äußere Ohröffnung hat sich charakteristischer gestaltet; man kann bereits die Spitze der späteren Ohrmuschel bestimmen. Die vordere Extremität zeigt deutliche Fingerstrahlung, an der hinteren ist die Endplatte ausgebildet. Erstere ist schräg caudalwärts gerichtet, letztere schräg ventralwärts. Die Milchleiste ist in die einzelnen Milchdrüsenanlagen zerfallen, von denen jederseits vier sichtbar sind. Der Rücken des Embryo hat sich durch die Ausbildung des Rückenmuskels außerordentlich verbreitert. Gegen die Ohrgegend erscheint vorn der Rückenmuskel durch eine seichte Furche abgegrenzt, die sich bis hinter die vordere Extremität fortsetzt. Vor dem Schwanzstummel ist, diesem dicht anliegend, ein breiter Geschlechtshöcker ausgebildet.

Fig. 24, Taf. XIV. Vergrößerung 5/1; von links. (Embryo 24; Eisessig-Sublimat.)

Diese Figur läßt uns schon ziemlich gut die charakteristische Igelgestalt erkennen. Dies bewirkt vor allem die mächtige Ausdehnung, die der Rückenmuskel erhalten hat. Gegen das Rückenrohr durch eine seichte Furche abgegrenzt, ventralwärts noch teilweise ohne besonders gekennzeichnete Grenze, zieht derselbe sich als mächtiger Wulst von der Schwanzgegend bis über das Ohr hin. Gegen die Ohrgegend ist er deutlich abgegrenzt. Oben geht er ohne sichtbare Grenze in den Nacken des Embryo über. Auf dem Muskelwulste sind kleine, ziemlich in Reihen angeordnete Erhebungen entwickelt. Die Schnauze des Embryo hat sich weiter ausgebildet, die Nasenlöcher sind enger geworden, die Tränenfurche ist fast kaum noch sichtbar. Auf der Oberlippe erkennt man fünf Reihen Tasthaarpapillen. Die Unterlippe ist noch kurz und liegt dicht der Brust an. Die rundliche Zunge ragt über sie hinaus. Ober- und unterhalb des Auges, in welchem Pigment aufgetreten ist, beginnen die Augenlider sich auszubilden. Die äußere

Ohrmuschel ist angelegt. Vor dem Ohr sind einige Haaranlagen zu erkennen. Beide Extremitäten zeigen deutliche Fingerstrahlen. An der vorderen beginnt der distale Rand der Endplatte zwischen den Fingerstrahlen sich bereits merklich einzubuchten. Die Plantarfläche der vorderen Extremität hat sich etwas gedreht, so daß sie nicht mehr medial-, sondern halb caudalwärts sieht. Dem kurzen Schwanzstummel liegt dicht der unten sehr breite, oben schmälere und nach drei Seiten gewulstete Geschlechtshöcker[1] an. In den kurzen Nabelstrang sind, wie fast bei allen Embryonen auf diesem und ähnlichen Entwicklungsstadien, in der Nähe des Nabels Darmteile eingeknäuelt.

Fig. 25, Taf. XIV. Vergrößerung 5/1; von links. (Embryo 25; Eisessig-Sublimat.)

Der Embryo, den Fig. 25 darstellt, besitzt ausgeprägte Igelgestalt. Die Ausdehnung des Rückenmuskels ist an den jetzt dicht ihn bedeckenden Erhebungen zu erkennen. Dorsal beginnen die Muskelwülste sich über dem Rückenrohr zusammenzuschließen. Die ventrale Grenze des Muskels bildet eine seichte Furche. Aus dem weit geöffneten Munde ragt die rundliche Zunge hervor. An der Oberlippe erkennt man sechs Reihen Tasthaaranlagen. Medial tritt an der Schnauze die Umgebung der Nasenlöcher hervor. Die Unterlippe ist von der Brust abgehoben, und dadurch die Halsbucht ausgebildet. Die Augenlider sind deutlicher angelegt; das Auge enthält reichliches Pigment. Die äußere Ohrmuschel hat sich mit der Spitze nach vorn umgeschlagen. An der oberen Extremität hat die Drehung der Plantarfläche in caudaler Richtung zugenommen. An beiden Extremitäten ist der Rand der Endplatte zwischen den Fingerstrahlen tief ausgebuchtet. Der kurze Schwanz hat sich gestreckt. In den Nabelstrang sind auch bei diesem Embryo Eingeweideteile eingeknäuelt, die bei der Zeichnung nicht berücksichtigt wurden.

Fig. 26, Taf. XIV. Vergrößerung $2^1/_2$; von links. (Embryo 26; Eisessig-Sublimat.)

Nach Ausbildung der eigentlichen Körperform, die wir bei dem Embryo der Fig. 25 bereits charakteristisch ausgeprägt sehen, beansprucht besonderes Interesse vor allem nur noch die Entwicklung des Integumentes. Es wurde daher in der Fig. 26 noch die Abbildung eines ziemlich weit entwickelten Embryos gegeben.

---

[1] Die genaueren Vorgänge bei der Ausbildung des Geschlechtshöckers, der Geschlechtsöffnung und des Afters habe ich nicht berücksichtigt, da der meist dicht anliegende Schwanz die Untersuchung erschwerte.

Zunächst mögen kurz im Anschluß an die Beschreibung des Embryo der Fig. 25 die weiteren Entwicklungsvorgänge besprochen werden.

Der Kopf des Embryo erhält eine spitzere Form, indem die Schnauze sich mächtig ausdehnt und Hemisphären- und Mittelhirn zurücktreten. Die Nasenlöcher rücken näher zusammen; ihre Umgebung grenzt sich deutlicher ab. Die Unterlippe vergrößert sich und erreicht schließlich fast die Länge der Oberlippe. Die Mundöffnung wird enger und schließt die Zunge ein. Auch auf der Unterlippe entwickeln sich kleine Erhöhungen, als Haaranlagen. Die Augenlider wachsen von oben und unten her über den Augenwulst einander entgegen, bis sie sich dicht aneinander legen und das Auge geschlossen erscheint. Die Ohröffnung verengert sich sehr; die Ohrmuschel erhält eine nach vorn umgebogene Spitze. Der Rückenmuskel nimmt weiter an Ausdehnung zu und verwächst über dem Rücken in einer Naht, die von der Schwanzwurzel bis auf den Scheitel verläuft. Die kleinen Erhebungen, die wir bei Fig. 25 auf dem ganzen Rückenmuskel sehen, verbreitern und erhöhen sich in unregelmäßiger Weise, neue kleinere Erhebungen entstehen, und schließlich besteht die ganze Fläche aus unregelmäßigen kleinen Feldern mit erhöhten Spitzen. Diese Spitzen senken sich aber anscheinend nach und nach ein, so daß der Muskel ein eigenartiges Aussehen erhält. Zerstreut in ziemlichen Abständen sind währenddessen stärkere Wülste entstanden mit etwas caudalwärts gerichteten Spitzen: die Stachelanlagen.

Auf diesem Stadium befindet sich etwa der Embryo der Fig. 26. Auch auf der Bauchseite und den übrigen Körperteilen sind in dichter Anordnung ebenfalls kleine Erhebungen aufgetreten. Dem Rückenmuskel entlang bleibt ursprünglich jederseits ein schmaler Streifen frei von Erhebungen, bis später dieser Grenzstreifen sich etwas verwischt und nur eine Furche den Muskel abgrenzt. Während die erwähnten Erhebungen aufgetreten sind und den ganzen Körper dicht bedecken, legt sich die Haut, besonders am Bauch, in Falten. Schließlich besitzt die Haut ein gerunzeltes, fast an Schuppen erinnerndes Aussehen. Die primitiven Zitzen sahen wir schon bei den Embryonen der letzten Figuren sich mehr und mehr abflachen. Im weiteren Verlauf der Entwicklung senken sie sich in die Tiefe, und ihre Umgebung bildet eine kleine Grube. Später, wie bei dem Embryo der Fig. 26, erkennt man wieder kleine erhöhte Anlagen. An den Extremitäten tritt vor allem die Ausbildung der Zehen in die Erscheinung. Dieselben runden sich ab und legen oben die Nagelplatte an. An der inneren Seite der Hand- und Fußflächen treten die Sohlenballen auf. In der Stellung der Extremitäten, wie wir sie an dem Embryo der Fig. 26 vorfinden, ist gegenüber der bei früheren Stadien beschriebenen die Änderung eingetreten, daß die vordere Extremität ihr Ende mehr gerade ausstreckt, bei Beibehaltung etwas caudaler Drehung der Plantarfläche, die hintere Extremität im Kniegelenk nach vorn gebogen ist, während die Plantarflächen der beiden Hinterfüße einander parallel gerichtet sind.

Kurzer Überblick über die Entwicklung der Hüllen des Embryo.

Im Anschluß an die Darstellung der Entwicklung der einzelnen Embryonen unsrer Entwicklungsreihe seien an der Hand einiger Präparate und Abbildungen, welche die Embryonen in natürlicher Lage innerhalb der Eihüllen zeigen, einige Bemerkungen über die Entwicklung der letzteren gestattet. Die Übersicht über die Formentwicklung des Embryo, wie wir sie zu geben versuchten, dürfte durch Berücksichtigung seiner Lage innerhalb der Eihüllen an Vollständigkeit gewinnen.

Wie schon Keibel und Hubrecht konstatierten und Petermann in seiner oben erwähnten Arbeit über die frühen Entwicklungsvorgänge am Ei des Igels bestätigte, liegt der Keimschild bzw. die Embryonalanlage immer nach der Seite des Mesometriums hin. Diese besondere Lage bietet für die Präparation der Keimblase bequemen Anhalt und ermöglicht gute Übersichtspräparate. Die Mehrzahl der mir vorliegenden Keimblasen war, wie schon bemerkt, von Herrn Professor Ballowitz in der Weise bereits vor der Fixierung geöffnet, daß man in die Keimblase hinein auf die Unterseite des Embryo blickte.

1) Zwei derartig gewonnene Präparate zeichnet Petermann ab[1]. Wir sehen die Keimanlage flach der inneren Wölbung der Fruchtkapsel anliegen. Eine Placentarstelle hat sich noch nicht sichtbar abgesondert. Der Schnittrand der Fruchtkapsel zeigt eine dünnere, wabige Schicht nach innen und einen äußeren streifigen Teil.

Bei der Fig. 8 von Petermann beginnt bereits anscheinend der Teil der Fruchtkapsel, auf welchem die Embryonalanlage ruht, sich etwas in das Innere der Fruchtkapsel vorzuwölben, welcher Vorgang bei den mir vorliegenden Präparaten deutlichere Formen angenommen hat. Es ist dort bereits bei den frühesten Stadien fast durchweg zur Ausbildung eines Placentarteiles der Fruchtkapsel gekommen, der sich innen gegen den übrigen Teil der Fruchtkapsel abgrenzt. Die Embryonalanlage ist, wie ich bereits bei der Beschreibung der Embryonen erwähnte, diesem Placentarteil dicht anliegend und durch dessen Wölbung oft über die dorsale Seite gebogen.

---

[1] Fig. 8 und 11, Taf. XX in dieser Zeitschr. Bd. LXXXV, H. 3 u. 4.

2) Mit der fortschreitenden Entwicklung und dem Eintritt der Krümmung ändert sich die Lage des Embryo insofern, als das vordere Körperende sich gewissermaßen von der Unterlage emporrichtet und sich in das Lumen der Fruchtkapsel, d. h. des Dottersackes, einstülpt, während die hintere Körperhälfte der Placentarstelle noch flach anliegt. Fig. 10, Taf. XIV gibt eine Ansicht eines solchen Stadiums.

Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß sich nun in der Regel die untere Körperhälfte etwas über die dorsale Seite krümmt, so daß, wie die Fig. 7 u. 12, Taf. XIV, andeuten, der Embryo gewissermaßen an zwei Punkten, in der Mitte des Rückens und am hinteren Körperende, auf der Placentarstelle ruht.

Auf letzterer treten währenddessen immer deutlicher blasige Hervorwulstungen auf.

3) Fig. 45, Taf. XVI. (Embryo 40; Eisessig-Sublimat.)

Die Figur stellt ein Stadium dar, auf welchem der Embryo beginnt, den hinteren Körperteil etwas nach rechts zu drehen. Das Amnion hat sich über dem Rücken des Embryo bis auf den Amnionnabel geschlossen. Das Kopfende ist in den Dottersack eingestülpt. Vor der Schwanzknospe erkennt man den Allantoiswulst. Vom Rande der Darmrinne sieht man zahlreiche Gefäße ausgehen, die sich am hinteren Körperende zur Arteria omphalomesenterica vereinigen. Unterhalb des Herzens treten aus der Kopfdarmbucht die beiden Venae omphalomesentericae. Der Embryo liegt schräg am Rande eines Wulstes, auf dem an diesem Präparat größere Erhebungen nicht wahrzunehmen sind.

4) Fig. 46, Taf. XVI. (Embryo 41; 5%ige Salpetersäure.)

Die Fruchtkapsel, welche Fig. 46 darstellt, ist schräg vertikal zur Placentarstelle durchgetrennt. Die Zeichnung läßt uns einen dünneren oberen Teil und einen mächtig entwickelten unteren Teil erkennen. Der untere, antimesometral gerichtete Teil der Fruchtkapsel zeigt auf der inneren Fläche ein dichtes Flechtwerk von blasigen Hervorwulstungen des Chorion. In der Ausdehnung dieser Chorionblasen verläuft der Gefäßbezirk des Dottersackes. Die eigentliche Placentarstelle, die nur nach der einen Seite hin deutlicher abgegrenzt erscheint, reicht nicht bis zum Sinus terminalis der Dotterarterie. Soweit der Dottersack von dem blasigen Teil des Chorion abgelöst ist, trägt er an der mesoblastischen Seite kleine Zotten.

Der Embryo hat bereits eine stark spiralige Drehung angenommen und ruht gewissermaßen mit dem unteren Teile der Spirale auf der Placentarfläche. Der obere Körperteil ragt bis unter die obere Extremitätenanlage frei in den Dottersack hinein. Die Dottersackwand ist bei diesem Präparat so aufgetrennt, daß man in das Exocölom hineinsieht und die sich innerhalb dieses auf der Placentarfläche ausdehnende Allantois wahrnimmt. Allantoisgefäße sind nicht zu erkennen.

5) Fig. 47, Taf. XVI. (Embryo 42; ZENKERsche Flüssigkeit.)

Bei dieser Fruchtkapsel ist die Kapselwand bis etwa an die Placentarstelle abpräpariert. Der Embryo hat sich aus dem Dottersack herausgezogen und seine linke Seite der Placentarstelle zugekehrt, gewissermaßen auf der Allantois ruhend. Der Dottersack schmiegt sich dicht der Allantois und dem Amnion an. Der Gefäßbezirk des Dottersackes zeigt zwei nach vorn ziehende Dottervenen, die je einen Arm nach vorn, einen nach hinten abgeben; und eine Dotterarterie, die sich gabelt und in der Nähe der Grenze des blasig gewulsteten Teiles des Chorion verläuft.

Der Embryo behält bei der weiteren Entwicklung im großen und ganzen diese Lage, während es zu stärkerer Ausbildung der Allantois mit ihren Gefäßen kommt, und der Dottersack sich mehr und mehr zurückzieht.

Übersicht über die Gestaltungsvorgänge bei der Entwicklung des Igels.

Nachdem die Entwicklung des Igels, die Ausbildung seiner Körperform und das Auftreten der Organe bei der Schilderung der einzelnen Embryonen im einzelnen dargestellt ist, sei es mir kurz gestattet, einen allgemeinen Überblick über die Gestaltungsvorgänge bei den beschriebenen Igelembryonen zu geben.

Zunächst sei auf die Krümmungen und Drehungen des embryonalen Körpers hingewiesen. Während wir am Anfange der Entwicklungsreihe eine gerade gestreckte, der inneren Fruchtkapselwand flach anliegende Embryonalanlage vor uns haben, beginnt mit der eigentlichen Ausbildung der Körperform und dem Auftreten der Organe der

Embryo sich von der Kapselwand abzuheben und sich zusammenzukrümmen. Während zunächst der hintere Körperteil im Bereich der Darmrinne noch seine gestreckte Form behält, bewirkt die mächtige Entwicklung des Gehirns eine starke Scheitelbeuge des Embryo, welche die Längsrichtung des Vorderhirns etwa in einen rechten Winkel zur Richtung des Hinterhirns stellt. Zugleich tritt jetzt eine allmählich stärker werdende Beugung des ganzen Körpers über seine ventrale Mitte, der Gegend der vorderen Kopfdarmbucht, ein, indem der Oberkörper, an dem man Gehirnabteilungen, Augenblasen, Gehöranlage, Kiemenbögen und Herz unterscheiden kann, sich in den Dottersack einstülpt, während der hintere Körperteil, anfänglich gerade gestreckt, dem Chorion anliegend bleibt (Fig. 10, Taf. XIV). Wir können diese Krümmung als Rückenbeuge bezeichnen. Neben derselben tritt nun, allerdings vorläufig ganz schwach, die Nackenkrümmung auf, während an der hinteren Körperhälfte die interessante Erscheinung einer Krümmung über die dorsale Seite auffällt. Schon bei der Beschreibung der Fig. 5 und 6 wurde auf das beginnende Auftreten dieser Biegung über die dorsale Seite hingewiesen. Sehr stark ist sie bei dem Embryo der Fig. 7, Taf. XIV ausgebildet. Außerdem sei noch auf die Fig. 11 und 12, Taf. XIV, und Fig. 38, Taf. XVI, hingewiesen.

Während im allgemeinen die vordere Körperhälfte bei nur schwacher Nackenbeuge sich immer stärker gegen die hintere neigt, tritt an letzterer die Krümmung über die dorsale Seite allmählich zurück und weicht einer leichten Krümmung über die ventrale Seite, wobei zugleich die ventrale Seite sich etwas nach rechts dreht (Fig. 11, 12, 13, Taf. XIV; Fig. 38, 39, 40, Taf. XVI). Es ist dies der Beginn der Spiraldrehung. Während am hinteren Körperteil die Darmrinne sich immer mehr schließt und vor der Schwanzknospe die Allantois auftritt (Fig. 12, Taf. XIV; Fig. 39, 41, 45, Taf. XVI), nimmt die spiralige Drehung immer mehr zu. Indem zugleich die Nackenkrümmung stärker wird und die Rückenbeuge sich etwas ausgleicht, erscheint der Embryo jetzt ziemlich gleichmäßig spiralig gedreht (Fig. 16 und 17, Taf. XIV). Seine Lage in der Fruchtkapsel auf diesem Stadium veranschaulichen die Fig. 16, Taf. XIV, und 46, Taf. XVI. Die spiralige Drehung beherrscht am stärksten den hinteren Körperteil; das Maximum, das diese Krümmung erreichen kann, ist wohl bei dem Embryo der Fig. 17, Taf. XIV, bzw. 43, Taf. XVI, eingetreten.

Von jetzt ab tritt, hervorgerufen durch die Anlage der Bauchorgane, vor allem die mächtige Entwicklung der Leber, eine Streckung des Embryonalkörpers ein. An der Fig. 18, Taf. XIV, sehen wir den

Beginn der Streckung; bei dem Embryo der Fig. 23, Taf. XIV, ist die spiralige Drehung bereits aufgehoben. Der Embryo hat jetzt, wie Fig. 47, Taf. XVI zeigt, die rechte Seite der Placentarstelle zugekehrt. Er schmiegt sich der meist etwas vorgewölbten Placentarstelle, die allerdings an dieser Stelle, der Mitte, oft enge, tiefe Gruben zeigt, so dicht an, daß oft eine ziemliche Krümmung des Embryo über seine rechte Seite eintritt. Unterhalb des Embryo hat sich inzwischen die Allantois auf der Placentarstelle ausgebreitet.

An dem Embryonalkörper treten unterdessen die Ausbildung der Körperform und die Anlagen der Organe immer deutlicher hervor. Der Kopf erhält durch die mächtige Entwicklung des Vorderhirns mit den Hemisphären und das Hervortreten des Nasenwulstes, der lateralen und medialen Stirnfortsätze, weiterhin durch die Verschmelzung der Kiemenbögenfortsätze nach und nach seine charakteristische Gestaltung. Im Auge tritt nach Ausbildung der Linse das Pigment auf. Die Gehöranlage, die bei den Embryonen früher Stadien als Bläschen durchschimmert, erhält eine äußere Öffnung in dem Rest der ersten Kiemenfurche. Der Stirn- oder Schnauzenteil ist anfangs fest auf die Brust des Embryo gepreßt, bis sich nach und nach der Kopf hebt, der Mund sich schließt und eine Halsbucht auftritt.

Von den sonstigen Organen des Embryo läßt sich vor allem die Ausbildung des Herzens verfolgen. Ursprünglich eine paarige Anlage, verschmilzt dasselbe, legt sich in eine **S**-förmige Windung und läßt z. B. bei dem Embryo der Fig. 14, Taf. XIV, schon deutlich Vorhof- und Kammerteil erkennen.

Außer dem Herzen läßt die ursprünglich durchsichtige Bauchdecke bei den weiter entwickelten Embryonen die mächtige Leber durchschimmern.

Auf der Extremitäten- oder Wolfschen Leiste sehen wir die Milchlinie auftreten und können ihren Zerfall in die einzelnen Milchdrüsenanlagen, die primitiven Zitzen, verfolgen, die späterhin sich senken und einer seichten Grube Platz machen. Bei dem Embryo der Fig. 26, Taf. XIV, sehen wir bereits die bleibenden Zitzen angelegt.

Die Extremitäten sehen wir ursprünglich als länglichen Wulst auftreten; derselbe wächst zu einem Stummel heran, an dem sich eine rundliche Endplatte anlegt. Weiter treten dann an dieser Endplatte die Fingerstrahlen auf, und es bilden sich die einzelnen Zehen heraus. Auf die Stellung und Drehung der Extremitäten wurde hingewiesen.

Die charakteristische Igelgestalt verursacht nun vor allem das mächtige Wachstum des Rückenmuskels, der, ursprünglich in zwei Hälften, wie eine Kappe den Rücken des Embryo bedeckt.

Schließlich sei noch auf einige unregelmäßige Bildungen hingewiesen, die gerade bei den frühen, noch flach ausgestreckten Embryonen nicht selten sind. Ich meine Faltungen des hinteren Körperendes, wie sie auf den Zeichnungen 2 und 8, Taf. XIV, 29, 31, 33, Taf. XV, wiedergegeben sind.

Solche Faltungen, die auch bei den Embryonen andrer Säuger[1] vorkommen, scheinen sich im Laufe der Entwicklung auszugleichen und weiter keinen störenden Einfluß auszuüben. Der Embryo ist auf diesen frühen Entwicklungsstadien oft so gelagert, daß der Oberkörper etwa mitten auf der Placentarstelle ruht, während das hintere Körperende dann über die meist scharf abgesetzte Placentarstelle herüberragt und sich umbiegen muß.

Vielleicht mögen solche Umbiegungen es begünstigen, daß bei der späteren Spiraldrehung ausnahmsweise eine Drehung nach rechts stattfindet, wie sie unter dem mir vorliegenden Material einige Embryonen aufweisen.

Vergleich der Formentwicklung des Igels mit der andrer Säugetiere und des Menschen.

Bei der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere wird die Entwicklung der äußeren Körperform von wesentlicher Bedeutung sein, da ja schon die gesamte innere Anlage in der äußeren Form des Embryo sich ausprägt. Aber auch manche Gestaltungsvorgänge bei der Entwicklung des Embryo, deren Ursache und Bedeutung noch nicht geklärt sind, dürften wertvolle Streiflichter werfen auf die Verwandtschaftsbeziehungen einzelner Wirbeltiere zueinander.

Einen ausgedehnten Vergleich der Entwicklung einzelner Wirbeltierformen zu ermöglichen, wurden von Keibel die schon eingangs erwähnten »Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere« ins Leben gerufen. Sie gestatten durch ihre möglichst lückenlosen Reihen von Entwicklungsstadien des betreffenden Tieres einen ergiebigen Einblick in die Gestaltungsvorgänge und werden für die vergleichende Entwicklungsgeschichte von großem Werte sein.

Bei den Säugern wird allerdings der Schwerpunkt in der vergleichenden Entwicklungsgeschichte wohl auf die ersten Entwicklungsvorgänge gelegt werden müssen, die gerade hier äußerst vielgestaltig sind[1].

---

[1] S.: Keibel, Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Schweines (*Sus scrofa domesticus*). S. 18.

Immerhin wird auch die weitere Ausbildung der Körperform bei den Säugetieren manche interessante Vergleiche zulassen, wenn erst von einer größeren Anzahl von Säugetierordnungen Reihen guter Abbildungen von Entwicklungsstadien vorliegen. Die »Normentafeln« stellten bis jetzt die Entwicklung folgender Säuger dar: *Sus scrofa domesticus*, *Lepus cuniculus* L., *Cervus capreolus* L., *Tarsius spectrum* Geoffr., *Nycticebus tardigradus* Gray.

Eine Übersicht über die Entwicklung der äußeren Körperform bei verschiedenen Säugerembryonen auf Grund noch weiteren Materiales bringt KEIBEL in O. HERTWIGS »Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere« II. Lfg.

Einen bis ins einzelne gehenden Vergleich der bis jetzt vorliegenden Untersuchungsergebnisse und daraus sich ergebende Schlußfolgerungen für verfrüht erachtend, möchte ich mir nur gestatten, in kurzen Zügen auf hervortretende Besonderheiten bei einem Vergleich der *Erinaceus*-Entwicklung mit der andrer Säuger hinzuweisen. Es werden vor allem natürlich die »Normentafeln« Berücksichtigung finden.

Sus scrofa domesticus (Hausschwein)[2].

Bei einem Vergleich der *Erinaceus*-Embryonen mit denen von *Sus scrofa domesticus* fällt besonders sofort die bedeutend geringere Zusammenkrümmung, sowie die mächtigere Ausbildung des Bauchteiles der Schweineembryonen in die Augen.

Sodann ist bei *Erinaceus* in frühen Stadien das hintere Körperende länger flach gestreckt, während das Kopfende früher geneigt wird. Nackenbeuge tritt beim Igel nicht so stark auf wie beim Schwein, aber eine frühzeitigere Rückenbeuge.

Eine bedeutend mächtigere Entwicklung der Vorderhirnhemisphären läßt den Kopfteil des Igelembryo größer erscheinen als den eines gleich entwickelten Schweineembryo. Es sind überhaupt anscheinend in frühen Stadien die Igelembryonen denen des Schweines zum mindesten an Größe gleich. Man vergleiche z. B. *Erinaceus*-Embryo Fig. 15, Taf. XIV, mit Schweineembryo Fig. 14, Taf. II, der »Normentafel«.

---

[1] S.: KEIBEL, Die Entwicklung der äußeren Körperform der Wirbeltierembryonen, insbesondere der menschlichen Embryonen aus den ersten 2 Monaten. In: O. HERTWIG, Handbuch der vergl. und experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. II. Lieferg. S. 107.

[2] »Normentafel« von F. KEIBEL. Jena, 1897.

Später erfolgt dann beim Schwein eine schnelle Größenzunahme, hervorgerufen durch starkes Wachstum des mittleren und hinteren Körperteiles, während im Verhältnis dazu das Kopfende mehr zurückbleibt. Bei einem Vergleich zwischen *Erinaceus*-Embryo Fig. 21, Taf. XIV, und Schweineembryo Fig. 19, Taf. I, der »Normentafel«, konstatiert man z. B., daß der Embryo vom Schwein etwa doppelt so groß ist wie der vom Igel, während die Kopfteile beider Embryonen sich in der Größe etwa gleichen.

Den dritten Kiemenbogen, der bei den Schweineembryonen gut zu sehen ist, habe ich bei Igelembryonen wenig ausgebildet gefunden.

Die Extremitätenendplatte ist bei *Erinaceus* bedeutend rundlicher ausgebildet als bei *Sus*, die obere Extremität mehr ventral gerichtet.

Cervus capreolus L. (Reh)[1].

Die Rehembryonen zeigen ebenso wie die vom Schwein weit geringere Zusammenkrümmung als Embryonen von *Erinaceus*. Es wird dies hier wohl dieselbe Ursache haben wie beim Schwein, wo die mächtigere Ausbildung der Bauchorgane schon früh der Zusammenkrümmung des embryonalen Körpers entgegenwirkt. Vor allem ist beim Reh die spiralige Drehung weit schwächer ausgebildet.

Der Kopf des Embryo ist bei *Erinaceus* in frühen Stadien verhältnismäßig größer als der entsprechend weit entwickelter Rehembryonen, wie es auch bei dem Vergleich mit Schweineembryonen konstatiert wurde. Der Gesichtsteil der Rehembryonen ist sehr stark vornherüber geneigt.

Lepus cuniculus L. (Kaninchen)[2].

Die Kaninchenembryonen früher Stadien erscheinen kleiner als gleich weit entwickelte *Erinaceus*-Embryonen. Das untere Körperende ist bei jungen Kaninchenembryonen im Vergleich zum Oberkörper anscheinend etwas länger entwickelt als bei entsprechenden Igelembryonen und scheint sich auch etwas eher spiralig zu drehen, wenngleich später der Igelembryo eine bedeutend stärkere Zusammenkrümmung zeigt.

Es fällt ferner bei Kaninchenembryonen späterer Stadien die starke Einbuchtung des Nackens auf in der Gegend des vierten Ventrikels (besonders stark bei den Embryonen Fig. 30—33 der »Normentafel«). Bei den entsprechenden Igelembryonen (Fig. 22—24, Taf. XIV) ist eine solche Einbuchtung kaum angedeutet.

---

[1] »Normentafel« von Tsunejiro Sakurai. Jena, 1906.

[2] »Normentafel« von Ch. S. Minot and Ewing Tailor. Jena, 1905.

Tarsius spectrum Geoffr. (Koboldmaki)[1].

Zunächst ist zu bemerken, daß der *Tarsius*-Embryo einen Haftstiel besitzt, der bei *Erinaceus* fehlt.

Im übrigen ist bei einem Vergleich der Embryonen der beiden Tiere festzustellen, daß die *Erinaceus*-Embryonen früher Stadien größer erscheinen als gleich entwickelte *Tarsius*-Embryonen. Man vergleiche etwa den *Tarsius*-Embryo der Textfig. 11 der »Normentafel« mit dem *Erinaceus*-Embryo der Fig. 36, Taf. XV. Das Herz ist bei beiden als **S**-förmiger Schlauch ausgebildet, das Neuralrohr klafft aber bei *Erinaceus* im vorderen Teile bedeutend geringer als bei *Tarsius*.

Eine Zusammenkrümmung des Embryo tritt bei *Tarsius* bedeutend später ein. Es zeigt z. B. der Embryo Fig. 2 (*a*, *b*, *c*, *d*), Taf. I der »Normentafel« nur Andeutung einer Krümmung, während die *Erinaceus*-Embryonen der Fig. 10—11, Taf. XIV, bei denen der Darm in noch weit größerem Maße offen ist als bei dem genannten *Tarsius*-Embryo, schon stark sich krümmen. Die Zusammenkrümmung und spiralige Drehung ist dann auch in späteren Stadien bei *Erinaceus*-Embryonen bedeutend stärker ausgeprägt als bei *Tarsius*-Embryonen.

Das Vorderhirn ist bei *Erinaceus* auf frühen Stadien anscheinend etwas stärker entwickelt als bei *Tarsius*. Der Kopf erscheint daher vorn etwas breiter und im ganzen etwas größer. Man vergleiche z. B. *Tarsius*-Embryo Fig. 4 (*a*, *b*) und 5 der »Normentafel« mit den Igelembryonen der Fig. 9—14, Taf. XIV.

Der Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens bildet sich bei *Erinaceus* besser heraus. Es ist im Einklang damit auch der vordere Teil des Vorderhirns bzw. die Anlage der Bulbi olfactorii nicht so stark herab und gegen den ersten Kiemenbogen gedrückt. Der *Tarsius*-Embryo Fig. 3, Taf. I der »Normentafel« gleicht bis auf die geringere Größe des Vorderhirnteiles und die geringere Zusammenkrümmung noch ziemlich dem *Erinaceus*-Embryo Fig. 9, Taf. XIV; bei den *Tarsius*-Embryonen der Fig. 4, 5, 6 legt sich aber der erste Kiemenbogen dichter an das Vorderhirn als bei den entsprechenden Igelembryonen.

Ein weiterer Unterschied zwischen den beiden Tieren ist dann vor allem noch der, daß sich bei *Tarsius* ein bedeutend längerer Schwanz ausbildet.

---

[1] »Normentafel« von F. Keibel. Jena, 1907.

Nycticebus tardigradus Gray (Plumplori)[1].

Die *Nycticebus*-Embryonen besitzen manche Ähnlichkeit mit den *Erinaceus*-Embryonen. Bei *Nycticebus* ist ebenfalls auf frühen Stadien das Kopfende des Embryo, vom Proamnion umhüllt, in den Dottersack eingestülpt und schon früh vornherüber geneigt.

Früh tritt bei *Nycticebus* die Allantois als zweizipfeliger Wulst auf, während sie bei *Erinaceus* etwas später und als rundliche Blase sich entwickelt.

Auch bei *Nycticebus* ist die Zusammenkrümmung und spiralige Drehung des Embryo bedeutend geringer ausgeprägt als bei *Erinaceus*.

Andre Säuger.

Von andern Säugetieren sind vollständige Abbildungsreihen von Entwicklungsstadien nicht vorhanden. Die zerstreut veröffentlichten Abbildungen einzelner Embryonen lassen aber schon manche Unterschiede in der Entwicklung im Vergleich mit den Igelembryonen erkennen.

Die Unterschiede liegen vor allem in der Gesichtsbildung und in der Ausbildung der Extremitäten.

So prägt es sich z. B. bei einem Embryo schon bald aus, ob das Tier eine mehr oder eine geringer entwickelte Schnauze besitzt.

Von den Extremitäten bildet sich z. B. bei *Vespertilio* die vordere schon früh in stärkerem Maße aus, um die Flughaut zu liefern.

Auch scheint die Entwicklung des äußeren Gehörorgans manche Eigentümlichkeiten zu bieten, deren nähere Vergleichung jedoch sehr gute Abbildungen voraussetzen wird.

Selbstverständlich treten auch in der Ausbildung der Mammarorgane, des Integuments usf. große Verschiedenheiten auf.

Abgesehen von diesen mehr oder weniger auffallenden Eigentümlichkeiten, tritt vor allem bei einem Vergleich der Igelembryonen mit denen andrer Säuger die außerordentlich starke Zusammenkrümmung und spiralige Drehung der ersteren in die Augen, wie sie sich in dem Maße bei keinem Säuger findet.

Mensch.

Vergleichen wir endlich die Igelembryonen mit denen des Menschen, so bieten sich vor allem folgende Tatsachen:

Bei den menschlichen Embryonen tritt der Nackenhöcker in etwas stärkerem Maße auf, wenn auch die gesamte Zusammenkrümmung weit hinter der des Igelembryos zurückbleibt.

---

[1] »Normentafel« von A. A. W. Hubrecht. Jena, 1907.

Der Schnauzenteil, insbesondere die Anlage der Riechwülste, bildet sich bei *Erinaceus* stärker heraus als beim Menschen.

Bei späteren Stadien tritt dann vor allem in der Größe des Kopfteiles ein immer größeres Unterscheidungsmerkmal auf, indem bei den menschlichen Embryonen das Gehirn sich sehr stark entwickelt und der Entwicklung des übrigen Körpers weit vorauseilt, beim Igel dieses nicht in dem Maße stattfindet.

Ob die bei den *Erinaceus*-Embryonen beschriebene Krümmung des hinteren Körperteiles über die dorsale Seite sich vergleichen läßt mit der konkaven Rückenkrümmung menschlicher Embryonen, wie sie His beschrieben hat, mag einstweilen dahingestellt sein.

Auffällig dürfte dieser Vorgang in der *Erinaceus*-Entwicklung immerhin sein, da er in dieser Weise bei keinem andern Säuger bisher festgestellt wurde. Nur bei einem *Semnopithecus*-Embryo von acht Ursegmentpaaren hat Keibel[1] ausgesprochene Rückenkrümmung festgestellt.

Keibel glaubt, daß, wenn beim Menschen Rückenknickung vorkommt, sie nur bei Stadien von sechs bis zwölf Ursegmentpaaren auftritt, und hält sie unter allen Umständen bei Embryonen von 29—31 Ursegmentpaaren, wie sie His beschreibt, für abnorm. Demgegenüber sei darauf hingewiesen, daß ich bei einem schon so weit entwickelten Embryo, wie ihn etwa Fig. 12, Taf. XIV darstellt, eine erhebliche Krümmung des embryonalen Körpers über die dorsale Seite feststellen konnte.

Als mutmaßliche Ursache dieser konkaven Biegung bei *Erinaceus* möchte ich das schnelle Wachstum des Centralnervensystems gelten lassen. Der Embryo bleibt in der Mitte des Körpers dorsal durch den Amnionnabel lange Zeit mit der Unterlage verbunden. Ebenso liegt das hintere Körperende dicht auf dem Chorion. Das Exocölom bildet sich zunächst in der Gegend zwischen diesen beiden Punkten, da ja auch wohl hier am bequemsten der Embryo von der Unterlage sich abhebt. Es ist so für die spiralige Drehung des hinteren Körperteiles Raum geschaffen, während zugleich die Allantois der Placenta nahe ist.

Übrigens sei an dieser Stelle hingewiesen auf die Homologien, welche Hubrecht zwischen der menschlichen Placentation und der von *Erinaceus* feststellte, mit besonderer Berücksichtigung des menschlichen Bauchstieles[1].

---

[1] Keibel, Zur Embryologie des Menschen, der Affen und der Halbaffen, in: Anat. Anz. Erg.-Heft z. Bd. XXVII. 1905. Verh. anat. Ges. S. 39 ff.

His bemerkte, daß sich bei den menschlichen Embryonen der Übergang von der konkaven in die konvexe Rückenkrümmung schnell vollzieht. Er führt dies auf Spannungswirkungen des Amnion zurück[2]. Bei *Erinaceus* schien mir die konkave Rückenkrümmung sich allmählich auszugleichen.

Münster i. W., im Mai 1908.

Literatur über die Entwicklungsgeschichte der Insectivoren.

1. E. Wace Carlier, Note on the ovarian ova of the hedgehog. Journ. Anat. and Phys. norm. and pathol. Vol. XXXIII, P. 2. p. 304—308.
2. Gösta Grönberg, Die Ontogenese eines niederen Säugergehirns nach Untersuchungen an Erinaceus europaeus. Zool. Jhrb., Abt. Anat. u. Ontog. d. T. Bd. XV.
3. W. Heape, The development of the mole (Talpa europaea). The ovarian ovum and segmentation of the ovum. Quart. Journ. of microsc. science. Febr. 1886.
4. — The development of the mole (Talpa europaea). Ibid. Oktob. 1886.
5. — On the germinal layers and early development of the mole. Proceed. of the royal soc. of London, Vol. XXXIII, no. 127.
6. A. A. W. Hubrecht, The development of the germinal layers of Sorex vulgaris. Studies of the Zoological laboratory Utrecht. V. 1. 1892.
7. — The placentatie van de Spitzmuis (Sorex vulgaris). Verh. d. K. Akad. von Wetensch. te Amsterdam, 2. Sect., Deel 3, No. 6. 1893.
8. — Studies in mammalian embryology, III. The placentation of the Shrew (Sorex vulgaris L.). Quaterly J. of micr. science, new Ser. No. 140.
9. — Über die frühesten Entwicklungsstadien der Keimblase bei Erinaceus europaeus, in Verslagen en Mededeelingen der Kon. Akad. van Wetenschapen te Amsterdam. Afd. Naturkunde. 3 Deeles, 5. deel. Zitting vom 28. Febr. 1888.
10. — Keimblätterbildung und Placentation des Igels. Anat. Anz. III. Jhrg. 1888. S. 510.
11. — The placentation of Erinaceus europaeus with Remarks on the Phylogeny of the Placenta. Studies zool. labor. Utrecht. Vol. I. 1892.
12. — Die Phylogenese des Amnion und die Bedeutung des Trophoblasts. Amsterdam 1896.
13. F. Keibel, Zur Entwicklungsgeschichte des Igels (Erinaceus europaeus). Anat. Anz. Nr. 22. III. Jhrg. 1888.

---

[1] Hubrecht, Keimblätterbildung und Placentation des Igels, in: Anat. Anz. 3. Jhrg. 1888. S. 513.

[2] His, Anatomie menschlicher Embryonen. Bd. II, S. 36.

14. M. KUNSEMÜLLER, Die Eifurchung des Igels (Erinaceus europaeus L.). Diese Zeitschrift. Bd. LXXXV. H. 1. 1906.
15. Onderzoekingen over de ontwikkelingsgeschiedenis van den Egel (Erinaceus europaeus). Rapport de M. v. BAMBECKE, premier commissaire. Acad. royale de Belgique. Extr. des Bulletins. 3 Sér. T. XIV. No. 12. 1887.
16. W. PETERMANN, Zur Kenntnis früher Entwicklungsvorgänge am Ei des Igels (Erinaceus europaeus L.) vor Ausbildung der Medullarrinne. Diese Zeitschrift. Bd. LXXXV. H. 3. 1906.
17. A. J. RESINK, Bijdrage tot de Kennis der Placentatie van Erinaceus europaeus. Tijdschr. der Nederl. Dierk. Vereenig. Ser. 2, Deel. 7. 1902.
18. HANS SPRENGER, Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Stacheln von Erinaceus europaeus. Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog. Bd. XI. S. 97. 1898.
19. H. STRAHL, Untersuchungen über den Bau der Placenta. V. Die Placenta von Talpa europaea. Wiesb. 1892.
20. — Über den Bau der Placenta von Talpa europaea und über Placentardrüsen. Anat. Anz. 1890. Nr. 13 u. 14.
21. JOH. HENDRIK VERNHOUT, Bijdrage tot de Kennis der Placentatie van den mol (Talpa europaea). Amersfoort 1894.
22. — Über die Placenta des Maulwurfs (Talpa europaea). A. d. Zoolog. Inst. in Utrecht. Anat. Hefte. H. 14 (Bd. V, H. 1). 1894.

Erklärung der Abbildungen.

Die sämtlichen von mir beschriebenen Embryonen wurden von Herrn Professor BALLOWITZ konserviert und mir in konserviertem Zustande für die Untersuchung übergeben.

Tafel XIV.

Fig. 1. 5/1; ventral. Eisessig-Sublimat.
Fig. 2. 5/1; ventral. ZENKERsche Flüssigkeit.
Fig. 3. 5/1; ventral. ZENKERsche Flüssigkeit.
Fig. 4. 5/1; ventral. ZENKERsche Flüssigkeit.
Fig. 5. 5/1; ventral. Eisessig-Sublimat.
Fig. 6. 5/1; ventral. Eisessig-Sublimat.
Fig. 7. 5/1; von links. ZENKERsche Flüssigkeit.
Fig. 8. 5/1; ventral. Eisessig-Sublimat.
Fig. 9. 5/1; von links. Eisessig-Sublimat.
Fig. 10. 5/1; ventral. RABLsche Flüssigkeit.
Fig. 11. 5/1; von links. Eisessig-Sublimat.
Fig. 12. 5/1; von links. RABLsche Flüssigkeit.
Fig. 13. 5/1; von links. Eisessig-Sublimat.
Fig. 14. 5/1; von links. ZENKERsche Flüssigkeit.
Fig. 15. 5/1; von links. ZENKERsche Flüssigkeit.
Fig. 16. 5/1; von rechts. RABLsche Flüssigkeit.

Fig. 17. 5/1; von links. Zenkersche Flüssigkeit.
Fig. 18. 5/1; von links. Zenkersche Flüssigkeit.
Fig. 19. 5/1; von links. Eisessig-Sublimat.
Fig. 20. 5/1; von links. Eisessig-Sublimat.
Fig. 21. 5/1; von links. Rablsche Flüssigkeit.
Fig. 22. 5/1; von links. Zenkersche Flüssigkeit.
Fig. 23. 5/1; von links. Eisessig-Sublimat.
Fig. 24. 5/1; von links. Eisessig-Sublimat.
Fig. 25. 5/1; von links. Eisessig-Sublimat.
Fig. 26. $2^{1}/_{2}/1$; von links. Eisessig-Sublimat.

Tafel XV.

Fig. 27. 20/1; ventral. Eisessig-Sublimat.
Fig. 28. 20/1; dorsal. Eisessig-Sublimat.
Fig. 29. 20/1; ventral. Zenkersche Flüssigkeit.
Fig. 30. 20/1; ventral. Eisessig-Sublimat.
Fig. 31. 20/1; ventral. Eisessig-Sublimat.
Fig. 32. 20/1; ventral. Zenkersche Flüssigkeit.
Fig. 33. 20/1; ventral. Eisessig-Sublimat.
Fig. 34. 20/1; dorsal. Eisessig-Sublimat.
Fig. 35. 20/1; ventral. Zenkersche Flüssigkeit.
Fig. 36. 20/1; ventral. Eisessig-Sublimat.
Fig. 37. 20/1; ventral. Zenkersche Flüssigkeit.

Tafel XVI.

Fig. 38. 10/1; von links. Eisessig-Sublimat.
Fig. 39. 10/1; von rechts. Eisessig-Sublimat.
Fig. 40. 10/1; von links. Eisessig-Sublimat.
Fig. 41. 10/1; von rechts. Zenkersche Flüssigkeit.
Fig. 42. 10/1; von links. Zenkersche Flüssigkeit.
Fig. 43. 10/1; von rechts. Zenkersche Flüssigkeit.
Fig. 44. 10/1; von links. Eisessig-Sublimat.
Fig. 45. 10/1; Teil einer Fruchtkapsel. Eisessig-Sublimat.
Fig. 46. 10/1; Teil einer Fruchtkapsel. 5%ige Salpetersäure.
Fig. 47. 5/1; Teil einer Fruchtkapsel. Zenkersche Flüssigkeit.

Die kopflosen Spermien der Cirripedien (Balanus).

Von

E. Ballowitz

in Münster i. W.

Mit Tafel XVII.

Im Jahre 1889 machte ich auf Helgoland an den Samenkörpern von *Balanus sulcatus* und *Verruca Stroehmii* die Beobachtung, daß ein morphologisch deutlich abgesetzter Kopf an den ausgebildeten Samenfäden dieser Kruster nicht festzustellen ist. Wie ich damals fand, sind die Spermien aus dem Vas deferens von *Balanus sulcatus* mäßig lange Fäden, welche in einiger Entfernung von dem einen Ende einen meist halbmondförmig gestalteten, seitlichen Anhang besitzen, der einer entsprechenden seitlichen Ausbuchtung der Geißel angelagert ist. Dieser Anhang war jedoch bei *Balanus* ebensowenig konstant, wie bei *Verruca*.

An ungefärbten, durch Osmiumsäuredämpfe fixierten, in Wasser untersuchten Samenkörpern erkannte ich, daß das eine dem Anhang benachbarte Ende in eine feine, kurze Spitze ausläuft; auch das andre Ende wird von einem, ein wenig längeren, feinen Faden gebildet. Beide Enden setzen sich von dem übrigen Teil des Spermatosoms ziemlich scharf ab. Färbt man durch Osmiumsäuredämpfe fixierte Spermien mit Alaunkarmin, welches sonst den Kopf der Samenkörper deutlich zur Erscheinung bringt, so erhält man keine Kerntinktion, auch nicht an dem seitlichen Anhange.

Bei näherer Untersuchung erschien mir der Faden von *Balanus* und *Verruca* abgeplattet. Der eine Rand tritt etwas saumartig hervor. Mazeriert man unter dem Deckglase in 3—5%iger Kochsalzlösung, so teilt sich der Samenkörper alsbald in zwei etwas ungleiche Fasern; die eine ist dünner und färbt sich weniger, die andre etwas dickere tingiert sich mit Gentianaviolett intensiver. Die helle Faser zerlegt sich nun, wie ich fand, sehr leicht in zwei und mehr feine und feinste

Fädchen. Dieser fädige und fibrilläre Zerfall findet in ganzer Ausdehnung der Geißel von dem einen bis zum andern Ende hin statt. Der seitliche Anhang löst sich in den Kochsalzmacerationen sehr bald auf.

Veranlaßt durch die obigen Befunde, ließ ich im Sommer 1893 in meinem Greifswalder Laboratorium den feineren Bau der Spermien von *Balanus improvisus* Darw., welches Cirriped im Brackwasser des kleinen Ryckflusses bei Greifswald häufig ist, näher untersuchen; die Abhandlung wurde in der Internationalen Monatsschrift für Anatomie und Physiologie 1894, Bd. XI, Heft 5 veröffentlicht. Zur Vervollständigung der Untersuchung dienten Material und Präparate von *Lepas anatifera* L., welche ich von Neapel mitgebracht hatte.

Auch bei diesen Formen ergab sich das höchst merkwürdige Resultat, daß ein Kopf als distinktes Gebilde sich weder an den Spermien von *Balanus* noch an denen von *Lepas* nachweisen läßt. Weder äußerlich ist ein solcher an den Fäden abzugrenzen, noch gelingt es, durch Färbung ein Kerngebilde zur Darstellung zu bringen.

Die Samenfäden zerlegen sich auch hier sehr leicht in Fasern, die oft ungleiche Dicke besitzen. Der Zerfall erstreckt sich bis auf die unmittelbare Nähe der Spitzen des Fadens, so daß hierdurch das Vorhandensein eines, wenn auch sehr kleinen Kopfes ausgeschlossen wird.

Die Wichtigkeit der obigen Befunde veranlaßten mich vor 4 Jahren, die Spermien von *Balanus improvisus* selbst einer eingehenden Untersuchung zu unterziehen, als ich im Juni und Juli des genannten Jahres sehr reichliches lebendes Material davon erhielt. Ich hatte im Jahre vorher Steine an der Ryckmündung versenkt, auf denen sich Balaniden in großer Menge angesiedelt hatten. Eigentlich wollte ich an dem so gewonnenen Material Befruchtungsversuche und Studien über die Spermatogenese anstellen, stieß dabei aber anfangs auf Schwierigkeiten und wurde dann später an der Fortsetzung meiner Studien durch meine Berufung nach Münster i/W. verhindert.

Da ich auf absehbare Zeit keine Gelegenheit habe, dieses Thema wieder aufzunehmen, und da ich bei *Balanus improvisus* etwas tiefer, als früher, in den feineren Bau der Spermienfäden eingedrungen bin und im einzelnen einige neue Beobachtungen machte, welche die früheren vervollständigen, habe ich mich entschlossen, in folgendem meine bisher erhaltenen Befunde über die feinere Struktur der *Balanus*-Spermien kurz mitzuteilen.

Die Spermien von *Balanus improvisus* sind einfache, leicht gebogene

Fäden von 0,06—0,065 mm Länge (Fig. 1 u. 2). Den reifen, bewegungsfähigen Körpern fehlt durchaus der halbmondförmige seitliche Anhang, welcher schon von v. KÖLLIKER[1] gesehen wurde, und welchen ich auf Helgoland auch bei *Balanus sulcatus* und *Verruca* gefunden hatte, wie oben in der Einleitung erwähnt. Dieser Anhang steht daher jedenfalls mit der Ausbildung des Fadens im Zusammenhang und kommt nur den noch nicht ganz reifen, unausgebildeten Spermien zu. In lebensfrisch durch Osmiumsäure fixierten Präparaten sind die Fäden fast alle nahezu halbkreisförmig gebogen.

Es wollte mir längere Zeit nicht glücken, die Spermien von *Balanus improvisus* in voller Bewegung zu sehen. Vereinzelte Zuckungen ließen sich hier und da öfter konstatieren. Nach mehrfachem vergeblichem Suchen bei anscheinend völlig geschlechtsreifen Stücken, von denen Zupfpräparate angefertigt wurden, gelang es mir dann, bei andern Individuen Ende Juni wiederholt Tokalbewegungen zu sehen. Diese äußerten sich in schnellem Schlagen der Geißel und waren äußerst lebhaft. Die ganze Masse der im Zupfpräparat enthaltenen reifen Spermien befand sich in Bewegung. Alsbald hatten sich zahlreiche Fäden in ihnen entgegenstehende Zellen, Gewebsstücke usw. des Zupfpräparats mit ihrem einen Ende dicht neben einander eingebohrt, während die frei hervorragenden Enden ein auffälliges, lebhaftes Bewegungsphänomen zeigten. Vermutlich hängt der Umstand, daß bei den einen Individuen diese Bewegungserscheinungen sofort auftraten, bei andern dagegen keine Spur davon sichtbar war, obwohl unter denselben Bedingungen untersucht wurde, und bei den letzteren Individuen anscheinend auch ausgereifte Spermien vorhanden waren, mit dem Brunstzustande zusammen, in welchem die Tiere sich jeweilig befanden.

Der Faden des reifen Spermiums (Fig. 1 u. 2) läuft in zwei fein zugespitzte Enden aus, die sich ein wenig different verhalten, was besonders an mit Osmiumsäuredämpfen fixierten und mit Gentianaviolett intensiv gefärbten Präparaten hervortritt. Fig. 1 u. 2. An dem einen Ende erfolgt die Zuspitzung ziemlich schnell, so daß in geringer Entfernung hinter der Spitze schon der dickere Teil der Geißel gefunden wird. An dem andern Ende dagegen geht die Zuspitzung allmählicher vor sich, so daß hier die feine Spitze länger ausgezogen ist, und erst in größerer Entfernung hinter der Spitze der dickere Teil der Geißel beginnt. Wir werden alsbald sehen, auf welchen Strukturverschiedenheiten diese Unterschiede beruhen. Es sei schon vorweg bemerkt, daß das Fadenende mit der kürzeren Spitze wahrscheinlich dem Vorderende des Samenkörpers entspricht. Leider habe ich am lebenden Objekt nicht feststellen können, welches Spermienende bei der Bewegung voranging.

---

[1] Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Tiere. 1841.

An dem nadelförmig ausgezogenen Ende präsentierte sich in gefärbten Osmiumpräparaten die äußerste Spitze oft sehr deutlich als kurzer, sehr feiner, blasser Faden, der bisweilen endstückartig leicht umgebogen war (Fig. 3 *a*—*d*).

Zwischen den beiden Enden, in dieselben allmählich übergehend, liegt der dickere Teil der Geißel, der oft leichte wellenförmige Einbiegungen zeigt. Weitere Einzelheiten sind an den intensiv gefärbten Spermien nicht zu erkennen. Läßt man die mit Osmiumsäuredämpfen fixierten und mit Gentianaviolett intensiv gefärbten Spermien aber 1—2 Tage unter dem mit Kittrand versehenen Deckglase liegen, so entfärbt sich das eine oben beschriebene, länger und feiner ausgezogene Ende des Fadens und setzt sich scharf von dem übrigen Teil ab, der intensiv gefärbt bleibt (Fig. 4 und folgende). Dadurch entsteht an diesem Ende ein Abschnitt, welcher auf den ersten Blick an den Kopf andrer Samenkörper erinnert und einen solchen Kopfteil vortäuschen kann.

Dieser Abschnitt ist aber kein Kopf, wie die Macerationen beweisen. Maceriert man frisches Sperma unter dem Deckglase in physiologischer Kochsalzlösung und färbt alsdann mit Gentianaviolett, so erscheint auch allgemein der hellere kopfähnliche Abschnitt (Fig. 4—18). Zugleich tritt aber oft eine Spaltung des dickeren Fadenteiles in zwei Teilfasern ein, welche ganz verschiedenes Aussehen haben. Die eine Teilfaser färbt sich mit Gentianaviolett intensiv und zerlegt sich nicht weiter; wenigstens habe ich einen Zerfall in Fibrillen an ihr mit Sicherheit nicht feststellen können. Die andre Teilfaser dagegen färbt sich merklich schwächer, sie unterscheidet sich daher durch ihre blassere und dabei gleichmäßige Farbe in den mit Gentianaviolett gefärbten Präparaten sehr deutlich von der andern Teilfaser (Fig. 6—18). Ich will die eine die dunkle, die andre die helle Faser nennen. Beide Teilfasern liegen parallel nebeneinander und lösen sich daher oft in ganzer Länge und anscheinend sehr leicht voneinander ab (Fig. 6—18).

In die kurze Spitze des Spermiums ragen beide fast gleich weit hinein und bilden sie diese Spitze fast ganz gemeinsam. An Samenfäden, an denen die Spitze in ihre Bestandteile zerfallen ist (Fig. 8 oben), sieht man jedoch, daß die blasse Faser ein wenig weiter vordringt und die äußerste, feinste Zuschärfung dieses Spermienendes besorgt. Solche Trennungen kommen hier indessen seltener zur Beobachtung, meist bleiben die beiden Fasern an dieser äußersten Spitze in festerer Vereinigung, vgl. z. B. Fig. 15 und 18.

Anders verhält sich das lang ausgezogene Ende des Spermiumfadens.

Hier hört die dunkle Faser mit einem deutlich abgesetzten Ende weit früher auf als die helle und bezeichnet dadurch, solange sie sich nicht abgelöst hat, die hintere Abgrenzung des oben beschriebenen kopfähnlichen Abschnitts. Sobald sich hier aber die dunkle Faser ablöst, was sehr leicht geschieht, erkennt man, daß der kopfähnliche Abschnitt sich direkt in die blasse Faser fortsetzt und daß ersterer nur das frei hervorragende Ende der blassen Faser ist; irgend eine Abgrenzung ist nicht zu erkennen. Die blasse Faser ist es also allein, welche sich durch das ganze Spermium erstreckt.

Diese blasse Faser zerfällt nun sehr leicht in Fibrillen, wenn man die Spermien in physiologischer Kochsalzlösung unter dem Deckglase 24 Stunden liegen läßt; aber auch in Osmiumpräparaten werden in Fasern zerlegte Samenfäden nicht selten gefunden. Am häufigsten tritt dieser Zerfall an dem freien Abschnitt ein, zunächst als einfache Spaltung in zwei Hälften (Fig. 9 u. 10), sodann aber als völlige Zersplitterung in zahlreiche feinste Fibrillen. Die letzteren erstrecken sich alle bis in die äußerste Spitze und können sich hier voneinander abbiegen, ähnlich, wie ich es früher vom fibrillären Endstück der Säugerspermien[1] beschrieben habe (Fig. 10, 11, 15, 18).

Aber auch im ganzen übrigen Verlauf der blassen Faser trennen sich häufig feinste Elementarfibrillen voneinander, wobei festzustellen ist, daß die Fibrillen die blasse Faser der ganzen Länge nach durchsetzen und kontinuierlich in die Fibrillen des freien, oben als kopfähnlich bezeichneten Abschnittes übergehen. Die Fig. 13, 14, 16—18 illustrieren dies zur Genüge; in den Fig. 16, 17, 18 ist der fibrilläre Zerfall ein sehr weitgehender.

Merkwürdigerweise löst sich in der hinteren Hälfte des Spermiums sehr leicht und sehr oft eine isolierte, feinste Fibrille ab, selbst dann, wenn der Zerfall in die beiden Hauptfasern kaum begonnen hat.

Aus obigem folgt, daß der »kopfähnliche« Abschnitt keinen Kopf darstellen kann; vielmehr ist er die direkte Fortsetzung der blassen, fibrillären Faser und könnte als eine Art Endstück bezeichnet werden.

Zugleich geht aus dieser Untersuchung hervor, daß in den Spermien kein morphologisch abgrenzbares Gebilde nachweisbar ist, welches als »Kopf« bezeichnet werden könnte. Es ist denkbar, daß das Chromatin des Spermatocytenkernes in eine der beiden Fasern und sehr wahrscheinlich dann wohl in die dunkle Faser übergegangen ist; hier müssen spermatogenetische Untersuchungen die Entscheidung bringen.

---

[1] Das Retziussche Endstück der Säugetier-Spermatozoen. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. VII. 1890.

Es sei noch erwähnt, daß ich in den Macerationen an der Grenze gegen das Endstück bisweilen ein bis mehrere kleinste Körnchen angelagert sah, deren Bedeutung mir rätselhaft geblieben ist; meist war eins vorhanden. Ob an Centralkörperchen zu denken ist oder ob es sich um nebensächliche Befunde handelt, bleibt zweifelhaft; vielleicht stellten die Körnchen Teile der macerierten dunklen Faser dar (Fig. 5 *a—c*).

Schließlich sei darauf hingewiesen, daß die Zusammensetzung des *Balanus*-Spermiums aus einer hellen und einer dunklen Faser sehr erinnert an die ähnliche Zusammensetzung der Geißel vieler Spermien besonders höherer Tiere.

Münster i. W., im Mai 1908.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVII.

Alle Figuren beziehen sich auf Spermien von *Balanus improvisus* Darw. und sind nach Zeiss Apochr. homog. Immersion 1,5, Apert. 1,30, Kompensationsocular N. 12 gezeichnet.

Fig. 1. u. 2. Zwei intakte Spermien nach Fixierung mit Osmiumsäuredämpfen und Färbung mit Gentianaviolett.

Fig. 3 *a—d*. Untere Geißelenden mit sehr kurzem, feinem, endstückartigem, blassem Endfaden, welcher in *a*, *c* und *d* leicht umgebogen ist.

Fig. 4. Ganzes Spermium, welches nach Fixierung durch Osmiumsäuredämpfe und Färbung mit Gentianaviolett 24 Stunden unter dem Deckglase gelegen hatte. Am unteren Ende hebt sich sehr deutlich ein kopfähnlicher, heller Abschnitt von dem sonst dunkel gefärbten Faden ab.

Fig. 5. Aus einer zweitägigen Maceration unter dem Deckglase; 1—3 kleine Körnchen an der Grenze gegen den blassen, unteren Endabschnitt.

Fig. 6—18. Mit Gentianaviolett gefärbte Spermien aus Macerationen; sie zeigen das gänzliche Fehlen eines deutlich unterscheidbaren Kopfes, die Zusammensetzung des Fadens aus einer dunklen und einer blassen Faser, den Zusammenhang des hellen Endabschnittes mit der blassen Faser und den fibrillären Zerfall der blassen Faser mitsamt dem Endabschnitt.

Zur Kenntnis des gröberen und feineren Baues des Reusenapparates an den Kiemenbögen von Selache maxima Cuvier.

Von

Karl Hendricks

aus Homberg am Rhein.

(Aus dem anatomischen und zoologischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster i. W.)

Mit Tafel XVIII, XIX und 5 Figuren im Text.

In neuester Zeit ist das Studium des Kiemenfilters bei den Fischen im allgemeinen und den Teleostiern im besonderen Gegenstand eingehender Untersuchungen geworden und hat das Interesse verschiedener Forscher hervorgerufen. Im folgenden gebe ich zunächst einen kurzen Überblick über die Hauptarbeiten auf diesem Gebiete.

Ein französischer Forscher, C. M. L. POPTA (53), untersuchte eine Anzahl von marinen und Süßwasserfischen aus der Gruppe der Teleostier und berücksichtigte behufs systematischer Gruppierung die morphologische Seite der »appendices des arcs branchiaux«. A. STEUER (68) beschränkte seine Untersuchungen auf die Fische der Adria und ordnet ebenfalls auf Grund der verschiedenen Ausbildung, des Fehlens oder Vorhandenseins der »Siebfortsätze« die etwa 35 untersuchten Teleostierspecies in systematischer Hinsicht. Unter anderm macht er auf die interessante Tatsache aufmerksam, daß der Filterapparat sich an veränderte Nahrung anpassen kann. So zeigt nämlich *Pleuronectes* der Adria mehr Siebfortsätze als die nordische Species, und ebenfalls einen andern Darminhalt als für diese angegeben wurde. Die »Kiemen-Rechen« eines Ganoiden beschreibt A. D. IMMS (31) näher in seiner Arbeit »Note on the Gill-rakers of the Spoonbill Sturgeon, *Polyodon spathula*«. Sie bestehen hier aus Basis und Schaft, der quadratischen Querschnitt zeigt. Sie sind vollständig von der Kiemenschleimhaut bedeckt.

Endlich möchte ich die meisterhaften und wertvollen Arbeiten von E. ZANDER (79, 80, 81) hervorheben, der feststellt, daß die Größe, Zahl und Anordnung der »Siebfortsätze« bei den verschiedenen Knochenfischen zwar sehr variiert, daß es aber »trotzdem gelingt, bei sorgfältiger Analyse bestimmte Eigenschaftskomplexe zu finden, welche eine Gruppierung der untersuchten Species ermöglichen«. Zugleich macht er noch eingehende Mitteilungen über seine zahlreichen Untersuchungen, die bezweckten, eine wechselseitige Beziehung zwischen der Nahrung und der Ausdehnung des Filterapparates festzustellen. Er erkannte (79), daß alle Raubfische (*Esox*, *Lota*) gar keinen oder einen schwach entwickelten Filterapparat besitzen, während sich bei den Friedfischen ein feines Filter vor den Kiemenspalten findet.

In all diesen Untersuchungen ist mehr die äußere Form und physiologische Bedeutung des Kiemenfilters eingehender betrachtet und beschrieben worden, während histologische Studien über die Kiemenbogenanhänge kaum bisher angestellt worden sind. Die älteren Ichthyologen beschränken ihre Untersuchungen allein auf die physiologische Bedeutung des Filters. So äußert CUVIER (11) (zitiert nach ZANDER) z. B. folgendes: »Die innere Kante der Kiemenbogen zieren kleine, knöcherne Platten, Zapfen oder Blättchen, die gewöhnlich mit Zähnen in specifisch wechselnder Anordnung besetzt sind. Sie dienen allgemein dazu, die Substanzen, welche der Fisch verschlingt, festzuhalten und zu verhindern, daß dieselben mit dem Atemwasser entweichen und sich in den Falten der Atemplatte festsetzen. Diese kleinen Gebilde leisten in ihrer Weise dasselbe, wie die Epiglottis der Säugetiere und die Zähnchen am Kehlkopf der Vögel«.

Erwähnte »Siebfortsätze« bilden nun keineswegs ein specifisches Merkmal für viele Teleostier, sondern auch bei den auf niedriger Organisationsstufe stehenden Selachiern finden sich ähnliche Gebilde an den Kiemenbögen in mehr oder weniger auffallender Größe, wenn auch nur bei sehr wenigen Formen, während Filterbildungen bei den Teleostiern sehr verbreitet sind. So zeigt neben *Rhinodon typicus* Smith nur noch *Selache maxima* Cuvier einen Reusenapparat, wie ich das Kiemenfilter bei diesen Elasmobranchiern nennen möchte, in einer Ausdehnung und prachtvollen Größe, wie ihn kein andrer Fisch besitzt. Sämtliche Kiemenbögen tragen hier in ihrer ganzen Ausdehnung hornartige Platten oder Stäbe von harter Beschaffenheit, die in ihrer Anordnung wie die Zinken eines Kammes sich gruppieren.

Herr Professor Dr. med. et phil. E. BALLOWITZ, Direktor des anatomischen und zoologischen Instituts der Westfälischen Wilhelms-Universität, machte mich darauf aufmerksam, daß dieser eigenartige

Reusenapparat von *Selache maxima* bisher noch nicht eine genügende Feststellung des gröberen und feineren Baues gefunden habe. Zwar sind diese seltsamen Gebilde den älteren Forschern im allgemeinen nicht unbekannt geblieben. So findet man beim Durchsehen der älteren ichthyologischen Literatur in verschiedenen Jahrzehnten über diesen Punkt mehr oder weniger kurze Mitteilungen, auf die ich im historischen Teile noch näher eingehen werde. TURNER (75) stellt z. B. diese Hartsubstanzgebilde in vergleichende Untersuchung zum Fischbein der Walfische »to see if they (Reusen) corresponded in structure with the plates of baleen«. Er läßt aber die Reusen in Hinsicht ihrer Beziehung zum Integument und die feinere histologische Untersuchung vollständig unberücksichtigt. Nirgends findet man Angaben über den Inhalt der Pulpa, die Beziehung der letzteren zu den Zahnbeinröhrchen, und auch die glänzende, schmelzartig harte Oberfläche der Reusen ist nirgends durch histologische Studien klargestellt worden. BRANDT (7), der in diesen eigentümlichen fransenartigen Anhängen eine Übergangsform zwischen Zähnen und Haaren erblickt, und nur auf Grund der Literatur Kenntnis von der näheren Beschaffenheit derselben gewonnen hat, findet, daß die Angaben über diese »dents-filiformes«, wie GERVAIS (18) die Reusen bezeichnet, höchst lückenhaft und unvollständig sind. Genannter Autor weist darauf hin, daß sich in der Arbeit von GERVAIS keine Angaben darüber vorfinden, »wie sich die Struktur der äußeren Bekleidung der Barten verhält, . . . so daß jedenfalls eine nochmalige Untersuchung der Kiemenbarten der Selache . . . in Betracht käme«. Diese Tatsache muß um so befremdender erscheinen, wenn man erwägt, ein wie großes Interesse den übrigen Hartsubstanzgebilden der Wirbeltiere in zahlreichen Arbeiten entgegengebracht wurde.

Unter diesen Umständen folgte ich gern den Vorschlägen meines verehrten langjährigen Lehrers, des Herrn Prof. BALLOWITZ, den Reusenapparat von *Selache maxima* in histologischer Beziehung zu untersuchen und besonders die histologische Struktur der Weichteile und die Beziehung zum Integument zu berücksichtigen. Das mir zu diesem Behufe überlassene wertvolle Material hatte Prof. BALLOWITZ von einer wissenschaftlichen Reise nach Norwegen, die er im Spätsommer des Jahres 1906 unternahm, aus Bergen mitgebracht. Die betreffenden Teile der Kiemenbögen, die von einem sehr großen Exemplar stammten, das in ausgestopftem Zustande im naturhistorischen Museum zu Bergen aufbewahrt wird, wurden in dankenswerter Weise von den beiden Konservatoren der zoologischen Abteilung des Bergener Museums, den Herren Dr. A. APPELLÖF und JAMES A. GRIEG, mit größter Liberalität

Herrn Prof. Ballowitz zu wissenschaftlichen Untersuchungszwecken überlassen.

Gleichzeitig erhielt Prof. Ballowitz verschiedene ausgezeichnete Federzeichnungen, die Herr Dr. Appellöf angefertigt hatte, und mehrere Photographien, die von Herrn James A. Grieg aufgenommen worden sind. Es sei an dieser Stelle den genannten Herren für die freundliche Überlassung der Zeichnungen und Photographien, die für diese Abhandlung von großem Werte wurden, mein verbindlichster Dank ausgesprochen.

Über die verschiedenen Hartgebilde bei den Plagiostomen, die Zähne, Placoidschuppen, Haut- und Flossenstacheln bestehen umfangreiche Arbeiten sowohl in histologischer wie in histogenetischer Beziehung; es sei nur erinnert an die Studien von Gegenbaur (17), O. Hertwig (24), Klaatsch (35, 36), Williamson (77), Leydig (42) u. a. Die eingehenden Untersuchungen genannter Forscher haben gezeigt, daß die Hartgebilde der äußeren Haut der Elasmobranchier ihrem Bau und ihrer Entwicklung nach vollkommen homologe Bildungen der Zähne derselben Ordnung sind, d. h. die Hartgebilde sind aus einer anfänglich vollkommen gleichen Uranlage durch allmähliche Differenzierung entstanden. So hat man denn auch den alten Ausdruck »dermal teeth« Hautzähne, den Williamson für die Hartgebilde der Selachierhaut einführte, beibehalten. Vom phylogenetischen Standpunkte beanspruchen diese »dermal teeth« eine besondere Erwähnung, da sie den Ausgangspunkt für die Hautverknöcherung sämtlicher Vertebraten bilden.

Unter dieser Perspektive (Markert [44]) betrachtet, dürfte die Frage wohl ausgesprochen werden, ob die infolge ihrer besonderen Größe und Gestalt auffallenden Reusen an den Kiemenbögen von *Selache maxima* als homologe Bildungen den wirklichen Zahnbildungen beigezählt werden können. Sind diese Hartsubstanzgebilde der Kiemenbögen als wirkliche »dermal teeth« anzusehen, die infolge ihrer speziellen Funktion eine besondere Modifikation erfahren haben?

Die in diesem Sinne angestellten Untersuchungen mögen ebenfalls einen Beitrag liefern zur genaueren Kenntnis des histologischen Baues der Hartsubstanzgebilde der Elasmobranchier überhaupt und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe im allgemeinen.

Eigene Untersuchungen.

1. Makroskopische Beschreibung des Reusenapparates.

Die für die Untersuchung bestimmten Teile des Kiemenbogens mit Reusenapparat von *Selache maxima* stammen von einem Tier, das

Mitte Juli 1896 einige Meilen südlich von Bergen an einer Insel gefangen wurde. Es war ein Männchen, das sich in ein ausgesetztes Lachsnetz verwickelt hatte und somit eine Beute geworden war. Das Tier hatte die beträchtliche Länge von 8,37 m[1].

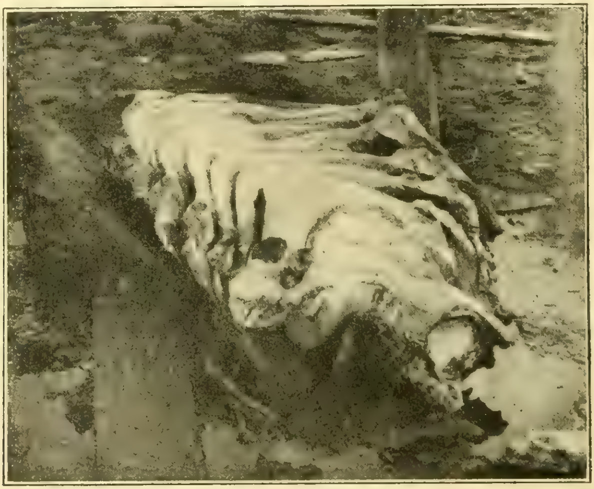
Der Riesenhai besitzt fünf mächtige Kiemenspalten, die, hinter der Kopfgegend gelegen, durch ihre beträchtliche Länge, wie bekannt, auffallen. und fast die ganzen Seitenflächen einnehmen. Gervais (18), der uns in seiner Arbeit treffliche Abbildungen vom Kopf, der kegelförmigen Schnauze und dem Respirationsapparat gibt, schildert die immense Länge der Kiemenspalten wie folgt: »Les fentes branchiales sont très grandes; elles vont de la ligne medio-dorsale à la ligne medio-inférieur du corps.« Die diesen ausgedehnten Kiemenspalten entsprechenden Kiemenbögen tragen zahlreiche dicht beieinander stehende Platten oder besser Reusen, die allgemein in zwei Reihen angeordnet sind. Sowohl die vordere wie die hintere Seite der Kiemenbögen sind mit diesen Hartsubstanzgebilden bewaffnet, die ihre Spitzen in den Kiemendarm hineinragen lassen. Auch bei den Teleostiern hat ZANDER (79) gefunden, daß die »Siebfortsätze generell zweizeilig angeordnet sind«; er macht in der Darstellung einen Unterschied zwischen »vorderständigen und hinterständigen Siebfortsätzen«. Allgemein besitzt jeder Kiemenbogen zwei Reihen von Reusen, indes trägt das Os hyoideum und die Ossa pharyngea, welche die erste bzw. die letzte Kiemenspalte begrenzen, nur auf derjenigen Seite die Hartgebilde, die an die betreffende Kiemenhöhle grenzen. Somit gehören also im ganzen zehn Reihen von Reusenstrahlen zu jeder Seite des Kopfes. Auf Textfig. 1 ist durch eine Photographie ein Bild von der Reusenanordnung gegeben. Zahlreiche Reusen stehen dicht und regelmäßig nebeneinander, deren Spitzenteil wie die Zähne eines Kammes gestellt sind. Die Anordnung auf dem Kiemenbogen selbst ist, wie durch Fig. 1, Taf. XVIII veranschaulicht wird, nun derart, daß an den beiden Enden, dem dorsalen und ventralen, des Kiemenbogens (*K.B* in der Figur) die kürzeren Reusen (*R* in der Figur) sitzen, während letztere zur Mitte des Bogens hin immer länger und stärker werden, und sich somit an diesen Stellen die längsten und ausgewachsenen Reusen finden.

---

[1] An dieser Stelle möchte ich noch einige Bemerkungen über die Lebensweise und die Art des Fanges von *Selache maxima* folgen lassen, wie sie uns Dr. Marianne Plehn (52) in dem von ihr verfaßten Buche »Die Fische des Meeres und der Binnengewässer« gibt.

»*Selache maxima* Cuvier ist ein Bewohner der kühlen Meere und kommt hauptsächlich im Norden des Atlantischen Ozeans vor; er soll indes auch schon südlich von Australien angetroffen worden sein. An den äußerst großen Kiemenspalten, die sich in der Fünfzahl auf jeder Seite des Kopfes vorfinden, ist er leicht zu erkennen. Der Riesenhai wird bis zu 15 m lang und wird nur von *Rhinodon typicus* Smith, der im pazifischen und indischen Ozean vorkommt, an Größe übertroffen. Die Nahrung besteht bei beiden aus ziemlich kleinen Meerestieren. Wie *Rhinodon* besitzt auch *Selache* einen prächtig ausgebildeten Reusenapparat, der die Nahrung im Maule zurückhält, wenn das durch den Mund eintretende, mit kleinen Seetierchen versehene Atemwasser durch die Kiemenspalten ausströmt. Trotz seines immensen Körperumfanges hat er nur verhältnismäßig kleine Zähne. Dem Menschen könnte er erst beim Angriff gefährlich werden und auch nur dadurch, daß er mit gewaltiger Kraft mit dem Schwanze um sich schlägt und so ein Boot zum Kentern bringen kann. *Selache maxima*, nach dem die ganze Ordnung der Selachier benannt ist, wird der voluminösen Leber halber, die ein ausgezeichnetes Öl liefert, nachgestellt. Die größten Tiere haben eine Leber von mehr als 20 hl Rauminhalt. Sie werden von Booten aus harpuniert; nur bei sonnigem Wetter kommen die Tiere öfters an die Oberfläche. Es ist jedoch beobachtet worden, daß *Selache* noch sehr selten in den europäischen Meeren anzutreffen ist, vor einem halben Jahrhundert war er weit häufiger, wahrscheinlich ist das Tier im Aussterben begriffen. Über die Fortpflanzung dieses Seeriesen ist nichts Bestimmtes bekannt.

Was die Fortpflanzung des Riesenhais betrifft, so will ich hier noch die Ansicht Carazzis (9) erwähnen, der resümiert, daß die Annahme, *Selache maxima* sei vivipar. sehr an Wahrscheinlichkeit gewinnt, denn seine anatomischen Untersuchungen haben ergeben, daß die beiden dünnen Müllerschen Gänge keine Verdickung zeigen, die eventuell als Schalendrüse angesehen werden könnte.«



Textfig. 1.

Erwähnen möchte ich noch, daß die Bezeichnung der Kiemenbögenanhänge im Laufe der Jahrzehnte sehr geschwankt hat (ZANDER, zit.). Auf die anfängliche Bezeichnung »Rechenzähne« folgt die Benennung »Reusenzähne« oder »Kiemenreuse«. In der französischen und englischen Literatur stößt man auf den Ausdruck »appendices des arcs branchiaux« und »gill rakers«. ZANDER schlägt den Ausdruck »Siebfortsätze« speziell für die Filterelemente der Teleostier vor, da dieselben keine Hartgebilde sind, die man mit den an den Schlundknochen vorkommenden Zähnen vergleichen könnte. Es sind vielmehr »zapfenartige Wucherungen der Rachenschleimhaut am Eingang der Schlundtaschen, deren innere Ränder sie in wechselnder Form und Zahl zieren«. TURNER (75) führt die Kiemenbogenanhänge von *Selache maxima* als »comb-like branchial appendages« an. Ich möchte die ältere Bezeichnung Reusenzähne für die Kiemenbogenanhänge bei *Selache maxima* beibehalten; denn die histologische Untersuchung ergibt, daß diese »Reusenzähne« oder kurz Reusen vollständig den übrigen Hartsubstanzgebilden der Plagiostomen, und besonders den Hautzähnen, gleichwertig sind und nur infolge ihrer eigenartigen Stellung und Funktion eine auffallende Modifikation erlitten haben.

Für meine Untersuchungen standen mir zwei beträchtliche Partien des Reusenapparates aus verschiedenen Regionen eines Kiemenbogens zur Verfügung. Das größere Stück mit Reusen entstammte der Mitte eines Kiemenbogens, es enthielt die längsten und am besten entwickelten Anhänge. Der betreffende Teil hatte die Länge von 18 cm und war mit 208 Reusen besetzt, die eng nebeneinander standen. Auf 1 dcm entfielen nach meiner Zählung 118 Reusen. Letztere sind, wie aus Textfig. 2 (S. 441) hervorgeht, lange, schmale Anhänge, die lateral abgeplattet sind, ihre Kanten nach vorn und hinten richten und distalwärts sich verjüngen. Fransenartig stehen sie auf den Kiemenbögen, denen die Schleimhaut des letzteren als gemeinsame Basis dient. Nur der untere Teil der Reuse sitzt in der Schleimhaut, während der Spitzenteil in auffallender Länge frei herausragt.

Im histologischen Bau zeigt nun der basale Teil der Reuse, wie wir noch sehen werden, einen wesentlichen Unterschied von dem freien Spitzenteil; in der äußeren Gestalt und Farbe tritt diese Differenzierung, wie auf Taf. XVIII, Fig. 2 eine isolierte Reuse zeigt, erst recht hervor. Ich will daher fernerhin zur Vereinfachung der Darstellung denjenigen Teil der Reuse, der in der Schleimhaut befestigt ist, als Wurzel- oder Basalteil der Reuse bezeichnen, dagegen das stabartig verlängerte, frei hervorragende Endstück Reusenzahn nennen. Vollständig isolierte

Reusen, wie uns Fig. 2 auf Taf. XVIII eine solche darstellt, erhielt ich durch langsames Macerieren. Ein Versuch, die Weichteile durch allmähliches Erwärmen in Kalilauge zu entfernen, mißglückte, da der untere sehr empfindliche Rand hierbei gewöhnlich zerstört wurde, und man so nur ein unvollständiges Bild von der Form des Wurzelteiles erhielt.

Zunächst wollen wir nun an der Hand der Fig. 2 auf Taf. XVIII eine Beschreibung einer isolierten Reuse geben. Wir sehen hier, daß zwischen Wurzelteil und Reusenzahn keine besonders scharfe Abgrenzung vorhanden ist. Beide Teile liegen in ihrer Längsrichtung in einer Ebene. Die basale Partie geht in den Reusenzahn allmählich über, und zwar derart, daß die Dicke des Zahnes distalwärts allmählich abnimmt.

Der Wurzelteil, der bedeutend breiter als der Reusenzahn ist, zeigt eine **u**- oder halbmondförmige Gestalt, von dem das eine Ende in die bindegewebige Schleimhaut des Kiemenbogens ausläuft, während das andre Ende in den langen Schaft übergeht. Die untere Region des Wurzelteiles, und zwar diejenige Seite, die in der Verlängerung des Reusenzahnes liegt, weist eine eckige Form auf, die sich schwach nach außen spornartig ausbiegt; dadurch dürfte noch eine besonders feste Verbindung mit dem Integument vermittelt sein. Das im letzteren liegende Endstück des Wurzelteiles läuft in eine runde Spitze aus, die sich allmählich schwach nach innen einbiegt und beinahe parallel zu dem lang ausgezogenen Reusenzahn gestellt ist.

Was die Größenverhältnisse der einzelnen Teile betrifft, so beträgt die Länge des Reusenzahnes, gemessen vom Beginn des halbmondförmigen Wurzelteiles aus bis zum freien Ende, 125 mm; diejenige des Wurzelteiles ist 16 mm. Die Breite des letzteren beträgt 11 mm und geht in ihrem Spitzenteil von 5 mm auf 2,5 mm zurück. Auch beim Reusenzahn kann man von einer Breite sprechen, da durch die laterale Abplattung sich solche feststellen läßt. Wie man aus den Fig. 2, 4, 5, 6 auf Taf. XVIII ersieht, nimmt die Breite des Reusenzahnes endwärts allmählich ab. Für die Übergangsstelle des Wurzelteiles in den Reusenzahn stellt sich nun die Breite des letzteren auf 2,5 mm, in der Mitte beträgt sie noch 1 mm und hat in dem spitzen Ende die geringste Breite von 0,5 mm erreicht. Das Gewicht derjenigen Reuse, auf die obige Zahlenwerte sich beziehen, beträgt 160 mg. Interessant dürften wohl noch die Angaben sein in betreff der Dickenverhältnisse, die ich an drei Stellen des Reusenzahnes und an einer Stelle des Wurzelteiles festgestellt habe. Auch bei dieser Messung zeigte sich eine allmähliche Abnahme der Zahlengrößen vom Ende zur Spitze hin. So betrug die Dicke des Wurzelteiles im Mittel 0,55 mm, während der Reusenzahn an der schon vorhin erwähnten Übergangsstelle eine Dicke von 0,60 mm aufweist; die Mitte des Reusenzahnes ist 0,47 mm dick und die Spitze endlich nur 0,27 mm. Hervorzuheben wäre also die geringere Dicke des Wurzelteiles gegenüber dem Anfangsteil des Reusenzahnes, nämlich am Übergang von Wurzel- in Spitzenteil.

Was nun die Gruppierung der Reusen auf der Kiemenbogenschleimhaut betrifft, so sehen wir, daß sie trotz der dichten Anordnung, wie ein Blick auf Fig. 5 und 6 auf Taf. XVIII bestätigt, in sehr geringen, aber regelmäßigen Abständen voneinander entfernt sind. Die stabartig verlängerten Reusenzähne sind derart gestellt, daß sie in ihrer Gesamtheit eine Ebene bilden. Wie Fig. 4, Taf. XVIII erkennen läßt, liegt der Wurzelteil frei in der Schleimhaut und zeigt keine Verbindung mit dem Knorpel des Kiemenbogens, auch sind die Wurzelteile selbst nicht untereinander verbunden, sondern jeder steckt isoliert in der bindegewebigen Schleimhaut. Sie sitzen dem Kiemenbogen derart auf, daß die Flächen der Basal- oder Wurzelteile gegenüberliegen; sie selbst stoßen nicht fest aneinander, sondern zwischen ihnen befindet sich eine von mehrschichtigem Epithel überzogene bindegewebige Schleimhaut, die von dem Kiemenbogen aus sich zwischen die einzelnen Basalteile drängt (Fig. 5, Taf. XVIII) und so ein vorzügliches Polster bietet, aus dem eine freie Bewegung der einzelnen Reusen resultiert. Wie ferner Fig. 4, Taf. XVIII zeigt, bedeckt das bindegewebige Polster nur den Wurzelteil und reicht bis zur Basis des eigentlichen Reusenzahnes. Die Dicke des Polsters ist fast überall gleich und beträgt im Mittel 0,5 bis 0,7 mm.

Ähnlich wie die flachen Wurzelteile sind die Reusenzähne gestellt, die ebenfalls ihre abgeplatteten Seitenflächen gegeneinander kehren, wie auf Fig. 5 und 6, Taf. XVIII zu ersehen ist, während ihre schmalen Kanten in die Mundhöhle ragen. Sie steigen nicht stabartig gerade aus dem Wurzelteil auf, ohne irgendwelche Biegung, sondern, wie Textfig. 2 (s. S. 441) darstellt, ist in der Form des Reusenzahnes ein schwacher **S**-förmiger Verlauf zu erkennen. Von dem Basalteil aus findet zunächst eine starke Biegung nach rechts statt, wie auch aus Fig. 5, Taf. XVIII ersichtlich ist, die schließlich in eine allmähliche Wendung zur entgegengesetzten Seite hin übergeht. In Richtung der Querachse durch die Kanten des Reusenzahnes findet keine Biegung oder Krümmung statt, wie uns Fig. 6, Taf. XVIII erkennen läßt, die eine Anzahl Reusen, in gerader Aufsicht gezeichnet, wiedergibt. Wie ein Blick auf die verschiedenen Abbildungen bestätigt, sind die einzelnen Reusenzähne nicht untereinander verbunden; ihre Oberflächen sind glatt und zeigen keine Auszackungen oder kleinen Zähnchen, wie sie sich auf den »Siebfortsätzen« der Salmoniden und Clupeiden, z. B. bei *Clupea alosa*, in so zierlicher Form vorfinden.

Der Reusenzahn und auch ein Teil des Wurzelteiles besitzt eine gelblich dunkelbraune Farbe, die sich auf den ganzen Schaft, mit Ausnahme der rundlichen Spitze, die weißlich und durchscheinend ist, ausdehnt. Auch die äußere Kante des Reusenzahnes erscheint bei durchscheinendem Licht etwas heller als die innere, die auch nicht so scharf zuläuft wie erstere. Auf Fig. 2, Taf. XVIII ist dieser Unterschied in der Farbe des Reusenzahnes deutlich gemacht. Der ganze Reusenzahn zeigt ferner einen charakteristisch hell glänzenden Überzug, von dem auch die weißliche Spitze bedeckt ist. Dieser glänzende, nach Art eines Kegelmantels über den Zahn sich erstreckende Überzug dehnt sich auch auf den Basalteil aus und geht über die farbige Partie des letzteren, die nur einen Teil desselben ausmacht, hinaus, bedeckt indes nicht die ganze Ausdehnung des Wurzelteiles. Die braune Farbe erstreckt sich etwa bis auf die Hälfte des letzteren, von der inneren Biegung aus gerechnet, die ich fortan als innere Konkavität bezeichnen will, während im Gegensatz hierzu sein äußerer Rand als äußere Konvexität unterschieden werden möge. Jedoch weist ein geraumer Teil der Spitze der basalen Partie der Reuse keine bräunliche Färbung auf. Ein Bild von der Anordnung der Farbe auf dem Wurzelteil ist in Fig. 2 und 3 auf Taf. XVIII gegeben. Etwa $^4/_5$ des Wurzelteiles ist von dem auffallenden hellen metallischen Glanz bedeckt, während das letzte Fünftel, eine schmale Zone der äußeren Konvexität entlang laufend, keinen Glanz zeigt. Dieser farb- und glanzlose Streifen am äußeren Rande des Wurzelteiles ist besonders noch durch das Vorhandensein zahlreicher Porenkanäle ausgezeichnet; letztere dehnen sich von der spornartigen Ecke des Basalteiles bis zu seiner freien Spitze hin aus. Die Kanäle liegen zum größten Teil am äußeren Rande und nehmen in Zahl und Anordnung eine bestimmte Breite des Wurzelteiles ein, so daß zugleich, wie aus Fig. 2, Taf. XVIII hervorgeht, der Anschein erweckt wird, als ob sie auf Linien angeordnet seien. Diese Zone der äußeren Konvexität ist nun diejenige Partie des Basalteiles, die eine Insertion der Reuse mit der bindegewebigen Schleimhaut vermittelt. Auf Fig. 4, Taf. XVIII ist diese besondere Stelle durch Querstrichelung des Randes noch deutlich gemacht. Blutgefäße, Bindegewebsfasern und Zellen treten durch die zahlreichen Perforationen der äußeren Konvexität des Wurzelteiles in letzteren ein und gehen bis in den Hohlraum des Reusenzahnes hinein. Die durch diese Einrichtung bedingte feste Verbindung des Basalteiles mit der Kiemenbogenschleimhaut ist so stark, daß es kaum gelingt, denselben unversehrt frei zu präparieren, gewöhnlich brechen Partien des äußeren dünnen Randes dabei ab.

Werfen wir endlich noch zur besseren Orientierung einen Blick auf Fig. 3, Taf. XVIII, die uns den Wurzelteil in vierfacher Vergrößerung gezeichnet darstellt. Wir beobachten zunächst, daß der freie Rand der äußeren Konvexität keine scharfe kontinuierliche Linie ist, wie die innere Konkavität die Begrenzung darbietet. Es finden sich vielmehr zahlreiche mehr oder weniger scharf hervortretende und in ihrer Weite untereinander variierende Auszackungen, die natürlich die Befestigung des betreffenden Reusenabschnittes noch mehr verstärken. Die dem äußeren Rande angehörigen Kanäle, die bereits mit bloßem Auge sichtbar sind, wie die in natürlicher Größe gezeichnete Reuse in Fig. 2, Taf. XVIII ersehen läßt, treten jetzt noch viel deutlicher und stärker hervor und lassen ihre Konturen ausgeprägt erkennen. Sie liegen in großer Anzahl dicht nebeneinander, weisen hauptsächlich ovale Form auf, die kreisrunde Gestalt zeigen die Kanäle weniger. Meistens verlaufen sie schräg durch die Hartsubstanz und überdecken sich zum Teil, wie in der Figur durch die Schattierung von Teilen der Kanäle angedeutet ist. Innerhalb des Wurzelteiles findet sich nämlich, wie Schnitte noch zeigen werden, ein Gerüst von Hartsubstanz, damit dürfte wohl das teilweise Übereinanderlagern der Kanäle zusammenhängen. Zur Mitte des Basalteiles hin kommen sie nur höchst vereinzelt vor, die Randzone ist durch den Besitz zahlreicher Kommunikationsöffnungen geradezu charakterisiert. Obwohl nun die Spitze des Wurzelteiles, wie Fig. 3, Taf. XVIII zeigt, ebenfalls Kanälchen aufweist, so besitzt ihr Rand doch keine Auszackungen oder Einkerbungen, sondern die schwache Rundung der Spitze schließt mit einer scharfen glatten Linie ab. Der inneren Partie des basalen Reusenabschnittes, die durch die dunklere Färbung hervortritt, gehören zahlreiche gröbere und feinere körnige Punkte an, die auf Grund der histologischen Studien als Pigmentanhäufungen zu deuten sind, auf deren Vorhandensein überhaupt wohl die bräunliche Färbung der Reuse zurückzuführen ist. Gleichzeitig erkennen wir in der Fig. 3, Taf. XVIII noch, daß der Rand der inneren Konkavität heller gezeichnet ist. Diese Erscheinung entspringt der glänzenden Außenschicht, die durch den etwas schärferen Abfall des inneren Randes deutlicher sich hervorkehrt, ferner kommt in dem äußersten Rande nur sehr spärlich Pigment vor. Schließlich findet sich noch an der Übergangsstelle von Wurzelteil in Reusenzahn eine zarte Rillen- oder

Leistenbildung, die ebenfalls in der Fig. 3, Taf. XVIII durch eine dunklere Linienführung, die sich zum Teil auch auf den Wurzelteil selbst erstreckt, zum Ausdruck gekommen ist.

Das andre mir zur Verfügung stehende Kiemenbogenstück mit zahlreichen Reusen stellte das äußerste Ende des Bogens dar. Die Schleimhaut dieser Partie enthielt Reusen, die in verschiedener Hinsicht sehr variierten. Der betreffende Teil des Kiemenbogens war 9,5 cm lang und trug 107 Reusen; die einzelnen Hartgebilde zeigten in ihrer Länge einen ganz erheblichen Unterschied. So betrug die Länge des Reusenzahnes der größten Reuse, die auf diesem Kiemenbogenstück inseriert war, 80 mm, der zugehörige Basalteil war 8 mm lang, die Breite des letzteren beträgt in seiner stärksten Ausdehnung 7 mm und geht in seinem Spitzenteil von 3 mm auf 1,5 mm zurück. Die Dicke des Wurzelteiles stellt sich im Mittel auf 0,40 mm, diejenige des zugehörigen Reusenzahnes ist am Übergang zum Basalteil 0,57 mm; die Mitte des Reusenzahnes zeigt eine Dicke von 0,33 mm und der Spitzenteil eine solche von 0,16 mm. Im Gegensatz hierzu war der Reusenzahn der kleinsten Reuse, die aus dem äußersten Ende des Kiemenbogens genommen war, nur 18 mm lang. Die Dicke des Reusenzahnes beträgt am Ende zum Wurzelteil hin 0,54 mm, in der Mitte 0,15 mm und an der Spitze 0,10 mm. Sämtliche Messungen mußten infolge der äußerst geringen Größenverhältnisse mit der Mikrometerschraube angestellt werden. Erwähnt sei noch, daß das Gewicht der größeren Reuse, auf die obige Zahlenwerte passen, 75 mg betrug, während die kleinste Reuse nur 10 mg wog. Vergleichen wir diese Zahlengrößen mit den oben für die am stärksten entwickelte Reuse gegebenen Zahlenverhältnissen, so finden wir, daß mit der Ausbildung des Wurzelteiles diejenige des Reusenzahnes zusammenhängt; je größer der Basalteil, um so länger der Reusenzahn, um so größer das Gewicht der ganzen Reuse.

Aber auch durch die Farbe unterscheiden sich die endständigen Reusen von den übrigen größeren Gebilden. Die kleinsten Hartsubstanzgebilde besitzen nämlich nicht die charakteristische gelbbraune Färbung der übrigen Reusen. Vielmehr zeigt der Komplex kleinster Reusen am äußersten Ende des Kiemenbogens, deren Zahl sich auf 18 stellte, eine helle, weißliche Farbe und glänzenden Überzug, wie eine isolierte Reuse in Fig. 7, Taf. XVIII darstellt. Es tritt so eine auffallende Ähnlichkeit mit verlängerten Haifischzähnen oder verlängerten Stacheln der Placoidschuppen hervor. Zwar fanden sich auch einige Hartsubstanzgebilde in dieser Gruppe kleinster Reusen, die eine gemischte Färbung besaßen, nämlich in der Weise, daß ihr unterer Teil braun erscheint, während die obere Partie und Spitze vollständig weiß ist. Anderseits sah man auf einigen kleineren braunen Reusen drei bis vier größere weißliche Punkte, die sich in gleichmäßiger Höhe befanden, so daß dieselben in der Gesamtheit den Eindruck eines helleren Bandes hervorrufen, das sich über eine Anzahl Reusen hinwegzieht.

Ein auffallender Unterschied besteht ferner noch in der Form des Wurzelteiles der farblosen kleinsten und der braunen Reusen. Die hellen Hartgebilde, besonders die kleinsten dieser Gruppe, lassen eine scharfe gleichmäßige **u**-förmige Gestalt des Basalteiles nicht mehr erkennen, wie auch aus Fig. 7, Taf. XVIII ersichtlich ist. Die laterale Abplattung des Wurzelteiles hat hier einer sockelartigen Verdickung, die vor allem in der äußeren Konvexität zur Geltung kommt, Platz gemacht. Zum Reusenzahn hin findet erst allmählich ein Übergang statt. Damit tritt eine starke Ungleichheit in der Dicke des Wurzelteiles ein, wodurch eine genaue Messung unmöglich wird. Vielleicht könnte in der sockelartigen Umänderung des Basalteiles eine Übergangsform zum ausgebildeten Sockel der Placoidschuppe liegen, welch letztere dadurch orientiert ist, daß sie um 90° zur Ebene des Stachelteiles gedreht ist.

Endlich findet man noch in der äußeren Form des Reusenzahnes der farblosen Reusen eine Verschiedenheit von den homologen braun erscheinenden Gebilden. Die schwache **S**-förmige Gestalt des stabartig verlängerten Teiles der größeren Reusen tritt bei den farblosen Hartsubstanzgebilden nicht mehr in die Erscheinung. Aus der Fig. 7, Taf. XVIII geht hervor, daß der Reusenzahn der kleinsten Reusen eine Biegung nur nach einer Seite hin macht. Ebenfalls tritt die augenfällige Abplattung der größeren Reusen bei diesen kleinsten Gebilden nicht mehr so scharf auf; verschiedentlich ist ein Übergang zur Rundung im Reusenzahn der kleinsten farblosen Hartgebilde nicht zu verkennen, so daß die Stachelform mehr in die Augen fällt, während der größere Reusenzahn mehr Ähnlichkeit mit einer ziemlich schmalen langen Platte hat.

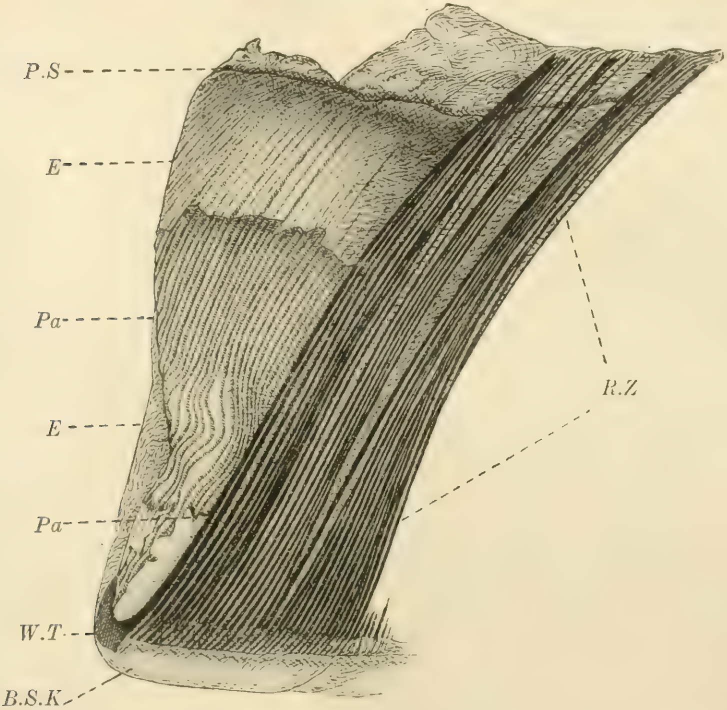
Was die physikalische Eigenschaft der Härte anbetrifft, so zeigen sowohl die größeren wie die farblosen kleinsten Reusen einen gleichen Grad. Beide bringen dem Messer beim Zerschneiden der Substanz großen Widerstand entgegen. Der Grund für diese Erscheinung liegt zunächst wohl in der Beschaffenheit der Grundsubstanz, die als Dentin anzusehen ist, wie die histologische Untersuchung noch näher zeigen wird; dann dürfte auch wohl die zahlreiche Einlagerung von Kalk, wie aus der chemischen Analyse hervorgeht, eine Erklärung für die

Härte geben. Jedoch eine physikalische Eigenschaft, welche sich bei den größeren Reusen in ausgedehntem Maße vorfindet, fehlt den farblosen Hartgebilden fast gänzlich. Die farbigen Reusen besitzen nämlich eine auffallend große Elastizität; man kann den Reusenzahn nach allen Richtungen hin, sowohl rückwärts, vorwärts und seitlich biegen. Die Biegungsfähigkeit des Schaftes der Reuse ist derart, daß derselbe sich zu einer Spiralfeder aufrollen läßt, ohne daß ein Zerbrechen eintritt. Stützt man einen großen isolierten Reusenzahn gegen ein Widerlager und spannt ihn wie einen Bogen, so schnellt er beim Loslassen mit großer Heftigkeit zurück. Die mit der Schere angeschnittenen Reusen zeigen keine homogene Schnittfläche; die betreffenden Partien zerbröckeln in kleine Teile, blättchenartig. Wir sehen also, daß die farbigen größeren Reusen bei der großen Härte und Sprödigkeit einen eigentümlich hohen Grad von Elastizität besitzen. Letztere Erscheinung tritt bei den farblosen Reusen kaum hervor. Sie fühlen sich wie Stacheln an, zeigen ebenfalls eine große Härte und vielleicht eine gesteigerte Sprödigkeit und lassen sich nur bis zu einem gewissen Grade hin und her biegen. Doch ein Versuch, die kleineren Reusenzähne vorsichtig zu einer Spirale aufzurollen, führt sofort zu einem Zerbrechen der gespannten Stelle.

Was die Insertion der kleineren Reusen angeht, so ist sie dieselbe, wie bereits für die größeren Hartgebilde geschildert wurde. Indes ist zwischen den am Ende des Kiemenbogens stehenden farblosen Reusen das bindegewebige Polster gewöhnlich doppelt so breit wie sonst. Die Gegenwart des letzteren gibt den kleinsten Reusen, wenn auch nur in toto, eine gewisse Bewegungsfähigkeit. Bei den kleineren Hartgebilden erstreckt sich die glänzende Deckschicht ebenfalls wie bei den übrigen nur bis zur Mitte des Wurzelteiles, die äußere Konvexität enthält hier auch zahlreiche Perforationen, in die aus dem gemeinsamen Lager der Schleimhaut des Kiemenbogens zahlreiche Blutgefäße und Bindegewebsbündel eindringen.

Endlich möchte ich noch die starke Schleimhautbildung unterhalb der Reusen erwähnen, die durch verschiedene Abbildungen (Fig. 4, 5, 6, Taf. XVIII und Textfig. 2, S. 441) veranschaulicht wird. Sie erreicht eine ziemliche Größe und Dicke und wird von einzelnen Reusen vollständig überdeckt, während die kleineren Hartgebilde nur bis zur Hälfte der mächtigen Bildung ragen. Zum größten Teil besteht die Schleimhaut aus festgefügtem Bindegewebe, das zahlreiche elastische Fasern aufweist, wie die histologische Untersuchung ergibt. Darüber erhebt sich eine stark ausgeprägte Papillenschicht, deren Längsrichtungen, wie auf Textfig. 2 bei *Pa* zur Darstellung kommt, mit der Richtung der

Reusen fast parallel geht. Die Stärke und Größe der Papillen nimmt von der Ansatzstelle der Reusen bis zum freien Ende der Schleimhaut hin ab, hier zeigt die Schicht keine besondere Färbung, während in der Nähe des Reusenbasalteiles die Papillen eine dunkelgraue Farbe aufweisen. Mit bloßem Auge erkennt man schon den Verlauf der mächtigen Papillen an einer angeschnittenen Stelle der Schleimhaut, zugleich auch das darüber gelegene mehrschichtige Epithel. Letzteres blättert sehr leicht ab, so sehen wir z. B. auf Textfig. 2 bei *Pa* eine Stelle, wo die Papillenschicht frei liegt, bei *E* ist das Epithel noch erhalten. Die Dicke der Schleimhaut in der Nähe der Reusenansatzstelle beträgt 15 mm, wovon auf Epithel und Papillenschicht 5 mm fallen. Zum freien Rande hin nimmt dieselbe ab und ist hier nur noch 5 mm dick. Auf Textfig. 2 sehen wir ferner noch bei *P.S* eine Linie angegeben, die einen pigmentierten Streifen andeuten soll, der sich in einer Breite von 0,1 bis 0,15 cm über die ganze Schleimhaut parallel dem äußeren freien Rande hinzieht.



Textfig. 2.

Pa, Papillenschicht; ***E***, Epithel; ***R.Z***, Reusenzahn; ***W.T***, Wurzelteil; ***P.S***, Pigmentstreifen; ***B.S.K***, bindegewebige Schleimhaut des Kiemenbogens.

Letzterer fühlt sich infolge zahlreicher sog. Schlundzähne chagrinartig an; die Spitzenteile ragen bei einigen Zähnchen schon aus dem Bindegewebe heraus und verursachen die Rauhigkeit der betreffenden Stelle. O. Steinhard (65), der diese Gebilde Schleimhautschuppen nennt, hat dieselben bei sehr vielen Haifischen nachgewiesen und gefunden, daß dieselben sich bei einzelnen Species über die ganze Mund- und Rachenhöhle und die Kiemenbögen bis zum Eingang in den Oesophagus ausbreiten können.

Unter den Squaliden besitzt, wie in der Einleitung bereits erwähnt, neben *Selache* noch *Rhinodon typicus* einen prächtigen Reusenapparat. Letztere Bildung des »Whale Shark« Südafrikas schildert Smith (62) mit folgenden Worten: »The inner extremity of each branchial canal obstructed by a sievelike apparatus, consisting of a congeries of cartilaginous tubes closely set together, directed laterally, and the inner extremity of each fringed with a delicate membrane offering an obstruction to the passage of anything but fluid.« Die Zähne dieses Seeriesen waren sehr klein, und so vermutet denn Smith, daß die Nahrung aus Mollusken und sonstigen kleinen Seetierchen bestand.

Analoge Kiemenbogenanhänge sind in dem »Crag d'Anvers« gefunden worden und von van Beneden (3, 4) näher beschrieben. Im Anschluß an die genaueren Mitteilungen, die Hannover (21, 22) über kammartige Kiemenbogenanhänge gab, die er im Museum von Kopenhagen vorgefunden hatte, hielt van Beneden auf Grund der Ähnlichkeit, die zwischen letzteren und dem Antwerpener Fund bestand, den Hai aus dem »Crag d'Anvers« für eine ausgestorbene Species, die er *Hannovera aurata* nannte. Letztere Bezeichnung wurde später von van Beneden (4) durch den Namen *Selache aurata* ersetzt, als Steenstrup (63, 64) den Beweis erbracht hatte, daß die Kiemenanhänge, die Hannover beschrieben hatte, mit dem Reusenapparat von *Selache maxima* identisch seien. Gervais (18) meint, daß diese Gebilde der knöchernen Natur halber während der langen Zeit sich haben erhalten können. Auf Grund eines Fragmentes des Fundes bei Antwerpen stellte er ebenfalls die Ähnlichkeit mit den Reusen von *Selache maxima* fest.

Bei den übrigen Plagiostomen finden sich ebenfalls Kiemenbogenanhänge vor, die aber bei den verschiedenen Species in Form und Struktur bedeutende Variationen aufweisen. Sie zeigen aber nirgends die geschilderte Größe wie bei den genannten Squaliden. So hat Hertwig (24) auf der Kiemenbogenschleimhaut von *Hexanchus* und *Acanthias* zahlreiche Zähnchen konstatiert. Imms erwähnt bei *Acanthias vulgaris* die Anhänge als lanzettliche Vorsprünge, die hauptsächlich längs der inneren

Seite der Bögen entwickelt sind. Bei *Scyllium* sah STEUER erwähnte Bildungen als kleinere Höcker und Zapfen, bei denen bereits die »vorderständigen« größer und zahlreicher sind als die »hinterständigen«.

Was die Rajiden betrifft, so sollen nach LEYDIG die Kiemenbögen von *Raja clavata* mit Zähnchen besetzt sein. STEUER hingegen hat die Bögen der Rajiden speziell bei *Torpedo* und *Raja* glatt gefunden. Bei den Holocephalen zeigen sich ebenfalls ähnliche Gebilde, so hat z. B. IMMS die »gill-rakers« bei *Chimaera* als kleine warzenartige Erhebungen feststellen können.

Unter den Ganoiden besitzt der *Acipenser* auf den Kiemenbögen je zwei Reihen ineinander greifender »dreieckiger Blättchen«, um den Terminus TROSCHELS (74) zu gebrauchen. Für einen andern Ganoiden, *Polyodon*, hat IMMS (31), wie bereits in der Einleitung erwähnt, das Filter näher beschrieben.

Bei den Teleostiern erlangen die Filterapparate die stärksten Modifikationen, wie aus den Arbeiten von ZANDER, STEUER und POPTA hervorgeht, auf die ich bereits eingangs hingewiesen habe.

Auch die Dipneusten, und zwar sämtliche drei Genera, haben, nach den Angaben IMMS, reusenartige Gebilde auf den Kiemenbögen. Die längsten und stärksten Reusen beobachtet man bei *Neoceratodus*, während bei *Protopterus* und *Lepidosiren* die Kiemenbogenanhänge kleiner und schmäler sind.

2. Die physiologische Bedeutung des Reusenapparates.

Nach dieser makroskopischen Beschreibung mögen noch kurz einige Betrachtungen über die physiologische Bedeutung der mächtigen Kiemenbogenanhänge von *Selache maxima* angestellt werden. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle zunächst allgemein auf die biologische Wichtigkeit des Filterapparates bei den Fischen überhaupt hinzuweisen unter gleichzeitiger Berücksichtigung der neuesten Forschungen, die auf diesem Gebiete gemacht wurden.

Die älteren Forscher erblickten in dem zum Teil sehr kunstvollen Filter eine Schutzeinrichtung, um einen Eintritt von gröberen Gegenständen in die Kiemenhöhle, die die Kiemenblättchen verunreinigen und verletzen könnten, zu vermeiden. Andre Autoren glauben, auf Grund des zuweilen sehr feinen Baues des Reusenapparates, die größte Bedeutung des Filters darin zu suchen, daß es in vorzüglicher Weise eine Vorrichtung für die Nahrungsaufnahme bilde. So macht MÖBIUS (46) die interessante Mitteilung, daß er im Magen eines Herings einen Inhalt fand, der nach genauer Zählung aus 60 895 Copepodenindividuen

(*Temora*) bestand. Popta (53) hält die Bedeutung des Filters für die Atmung nicht für wesentlich, da verschiedene Species nur schwach entwickelte oder gar keine Kiemenbogenanhänge aufweisen; er glaubt, daß die Größe der letzteren vor allem durch die Nahrung bedingt ist. Ferner möchte ich noch die trefflichen Forschungen Steuers (68) erwähnen, der schreibt: »für die Ausbildung der Siebfortsätze scheinen phylogenetische, biologische und wahrscheinlich noch andre uns vorläufig noch unbekannte Faktoren maßgebend gewesen zu sein, und es ist in vielen speziellen Fällen die Entscheidung schwierig, welcher ausschlaggebend gewesen sein mag,« ... »soviel dürfte feststehen, daß dem Filterapparat zunächst die Aufgabe zufällt, das erste Kiemenloch zu verschließen, und daß die Sicherung der folgenden Kiemen erst in zweiter Linie in Betracht kommt, und das aus folgenden Gründen: Das erste Kiemenloch ist das größte und daher ein Nahrungsverlust und eine Verunreinigung der Kiemen auf diesem Wege in hohem Maße möglich.« Endlich sei noch auf Zanders (79, 80, 81) meisterhafte Arbeiten hingewiesen. Nach ihm (80) sind, was die physiologische Bedeutung des Filters anbetrifft, drei Fälle möglich. Das Filter ist entweder ein Schutz für die Kiemen gegen Verunreinigung und Verletzung, oder eine Vorrichtung, um die Nahrung im Munde zurückzuhalten, schließlich könnten in ihm beide Funktionen zugleich kombiniert sein. Schiemenz (58, 59), auf dessen praktische Untersuchungen ich hier nicht näher eingehen kann, erblickt in dem Filterapparat der Fische eine Einrichtung, die hauptsächlich eine Verunreinigung der Kiemen verhüten soll.

Wie aus vorstehendem hervorgeht, schreibt man dem Filter der Fische eine verschiedene Funktion zu. Was nun die physiologische Bedeutung des Reusenapparates von *Selache maxima* betrifft, so muß ich mich auf die Ansichten, die über den biologischen Wert des Filters im allgemeinen bestehen, stützen und speziell für *Selache* in der vorhandenen Sonderliteratur Anhaltspunkte suchen. Die ersten eingehenden anatomischen Untersuchungen über *Selache maxima* stammen von E. Home (27, 28, 29), die er in den Philosophical Transactions of the Royal society of London aus dem Jahre 1809 und 1810 niedergelegt hat. Genannter Forscher findet unter anderm in dem Magen von *Selache maxima* oder *Squalus maximus*, wie er den Riesenhai nennt, Strukturen, die große Ähnlichkeit mit analogen Bildungen bei Walfischen und Knorpelfischen zeigten. Er gibt diesen Gedanken in der betreffenden Abhandlung (28) auf S. 212 mit folgenden Worten wieder: »From the account, which has been given the *Squalus maximus* appears in many respects to be similar in its structure to the shark, but it differs essentially from it in the form of the stomach, and that respect forms an intermediate link between the shark and whale. It probably lives on nearly the same kinds of food as the whale.« Ein andrer älterer Autor, PENNANT (51), glaubt, daß die Nahrung von *Selache maxima* in Seepflanzen, Schnecken (*Limnaeus*) und Medusen bestände; Fischer meinten sogar, daß der Riesenhai auch Heringe verschlingt. Eine spätere interessante Mitteilung enthält der Bericht von R. FOULIS (16) aus dem Jahre 1854. Hier dürfte der Schluß, daß die Reusen von *Selache* als Filter für die Nahrungsaufnahme dienen, an Sicherheit dadurch gewinnen, daß durch eine genaue Untersuchung im Magen des Riesenhais nur kleine Überreste von Molluskenschalen vorgefunden wurden. J. STEENSTRUP (63, 64) kommt ebenfalls auf Grund des Vorhandenseins der fransenartigen Bildungen an den Kiemenbögen zu der Schlußfolgerung, daß die Ernährungsweise dieselbe sein muß wie bei den Cetaceen »de sorte que ce Squale colossal ne se nourrit que de petits animaux, qu'il engloutit par masses en rejetant l'eau à travers la dite frange«. In demselben Sinne schreiben ALLMANN (1) und PERCEVAL WRIGHT (78). Letzterer drückt den scharfen Unterschied der beiden größten Haifische *Rhinodon typicus* und *Selache maxima* von den übrigen Plagiostomen dahin aus, daß erstere keine »carnivorous«, sondern »herbivorous« Fische sind. Endlich sei noch an eine diesbezügliche Stelle in der Abhandlung von THOMAS CORNISH (10) erinnert, der sich über die Bedeutung des Reusenapparates für die Nahrung folgendermaßen ausdrückt: »The size of the mouth and teeth and the peculiar pectinated arrangements in the gill-rays, and the intestines, suggested that its food was probably small marine animals of some sort and that its mode of feeding was analogous to that of the whale.« GERVAIS (18) und TURNER (75) erblicken in der mächtigen Reusenbildung ein Filter, das dem Tiere bei der Nahrungsaufnahme besondere Dienste erweist.

Aus vorliegenden Angaben dürfte sich wohl die Schlußfolgerung ziehen lassen, daß der bei *Selache maxima* besonders stark ausgebildete Reusenapparat in physiologischer Beziehung die erste Aufgabe hat als Filter zu dienen, d. h. die mit dem Wasser aufgenommenen Tierchen bleiben auf den stabartig verlängerten Reusenzähnen liegen und bilden so die Nahrung, während das Wasser durch die Kiemenspalten abströmt. Gleichzeitig dürften natürlich Unreinigkeiten des Wassers durch die Reusen von den Kiemen fern gehalten werden, und somit kommen denn auch die »kammartigen Kiemenbogenanhänge« als

Schutzvorrichtung gegen Verletzung und Verunreinigung der Kiemen selbst in Betracht. Schließlich möchte ich noch auf die Tatsache hindeuten, daß *Selache* außergewöhnlich kleine Zähne besitzt; sie sind nicht scharfkantig und zugespitzt, sondern schmal und kegelförmig, so daß dieselben beim Ergreifen der Beute kaum eine specifische Geltung haben. E. HOME macht ferner noch darauf aufmerksam, daß die Zähne in sechs Reihen »towards the middle of each side of the jaw« (S. 206), angeordnet sind, während sie an andern Stellen weit geringer an Zahl vorkommen. Vielleicht dürfte auch aus diesem Grunde auf eine besondere Bedeutung des Reusenapparates von *Selache maxima* für die Ernährung geschlossen werden. Die spärliche Bewaffnung der Mundhöhle mit Zähnen zeigt auch, daß der ehemals als gefährlicher Raubfisch so sehr gefürchtete Riesenhai einer der harmlosesten Elasmobranchier ist, der trotz seiner immensen Größe und Kraft nur von kleinen Seetierchen lebt, die der kunstvolle Filterapparat ihm indirekt in Mengen zuführen dürfte.

Endlich möchte ich noch auf eine analoge interessante Tatsache hinweisen, die die Tunicaten anbetrifft (STEUER [68]). Man findet nämlich z. B. bei *Ciona intestinalis* im Buccalsipho einen Tentakelring, der sich als ringförmige Verdickung darstellt und auf dem in regelmäßigen Abständen eine Anzahl kurzer Tentakel stehen. Beim lebenden Tier ragen sie weit in den Hohlraum des Sipho hinein und bilden hierdurch wohl eine Art Reuse, die größeren Fremdkörpern den Eintritt in die Kieme verwehren dürfte. Was nun den Kiemendarm anbelangt, so besteht seine Wandung aus einem Maschenwerk von Leisten, die sich gewöhnlich rechtwinkelig kreuzen. An diesen Kreuzungsstellen befinden sich kurze Papillen, die als zapfenartige Erhebungen in das Lumen des Kiemendarmes hineinragen. Im Innern der Papillen hat man noch lacunäre Blutbahnen vorgefunden, O. SEELIGER (61) meint, daß der Hauptzweck dieser Papillen darin zu suchen ist, die atmende Kiemenfläche zu vergrößern, »nebenbei mögen sie aber auch dadurch von einiger Bedeutung sein, daß sie in den Kiemendarm eingetretene Nahrungstiere zurückhalten, oder wenigstens den Wiederaustritt erschweren«.

3. Chemische Untersuchung der Reusen.

Die außergewöhnliche Härte der Reusen trotz der großen Elastizität dürfte darauf hinweisen, daß eine Menge Kalk einen Hauptbestand der Grundsubstanz bildet. Nach der Entkalkung der Reusen durch Salzsäure oder schweflige Säure ließen sich nämlich die Hartsubstanzgebilde leicht biegen und schneiden. Gewöhnlich war der Reusenzahn auch durchsichtiger, besonders nach vorhergegangener Entkalkung mit Ebnerscher Flüssigkeit. Zwecks Entfernung der Weichteile versuchte ich Wurzelteile von Reusen in $15^{0}/_{0}$iger Kalilauge langsam zu erhitzen; jedoch blieben die Basalteile nicht unversehrt, sondern die äußerste Hälfte zerbröckelte und zerstäubte durch Abblättern. Der helle, staubige Rückstand, der als Kalk angesehen werden muß, da die Bindesubstanz durch die KOH zerstört wurde, ließ sich zwischen den Fingern zu feinem Pulver zerreiben. Aus letzterer Tatsache zieht Röse den Schluß, daß die Kalkniederschläge in den Hartsubstanzgebilden der Selachier mechanisch nur lose untereinander verbunden sind. Er meint, daß die Niederschläge als Kalkkrümel oder zusammenhängende Massen in die fertig gebildete fibrilläre Bindesubstanz abgelagert werden.

Gehen wir jetzt zur Betrachtung der chemischen Analyse über[1]. Eine größere Anzahl ausgewachsener und kleiner Reusen hatte ich durch Maceration von dem Bindegewebe vollständig befreit. Die einzelnen Hartsubstanzgebilde wurden zunächst mit der Schere in ziemlich kleine Stücke zerlegt. Die Spitzen- und Basalteile wurden getrennt aufbewahrt und auch die Analyse für beide Teile getrennt durchgeführt. Die Untersuchung erstreckte sich sowohl auf die organische wie anorganische Zusammensetzung der Substanz. Bei der Veraschung derselben ergab sich nun die auffallende Erscheinung, daß dieselbe nach der gewöhnlichen Methode nicht gelang. Infolgedessen wurde die Substanz mit rauchender Salpetersäure mehrmals eingedampft, wodurch eine Oxydation der organischen Stoffe eintrat. Nach dem Eindampfen wurde das Ganze gelinde erhitzt, worauf die mineralischen Bestandteile als eine schöne weiß aussehende Masse zurückblieben. Die qualitative Untersuchung ergab neben größeren Mengen von Kalk und Phosphorsäure nur Spuren von Eisen und Kohlensäure. Bei der quantitativen Untersuchung wurde die Asche mehrmals eingedampft, um vielleicht Kieselsäure abzuscheiden, doch löste sich nachher die Substanz vollkommen in heißem Wasser.

Es kamen bei der Untersuchung 2,6639 g Teile des Reusenzahnes und 0,7282 g Stücke des Wurzelteiles zur Verwendung.

---

[1] Die chemische Analyse wurde durch die freundliche Vermittlung des Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. König, Vorsteher der agr. chem. Versuchsstation zu Münster i. W. in der Versuchsstation angestellt. Es sei an dieser Stelle noch Herrn Geheimrat König dafür mein verbindlicher Dank ausgesprochen.

Die Analyse ergibt nun folgende Tabellen, in denen die Zahlengrößen Prozentsätze ausdrücken.

Tabelle I.

Allgemeine Zusammenstellung.

	Reusenzahn	Wurzelteil
A. Anorganische Bestandteile.		
1) Wasser	9,08	9,79
2) Asche	66,41	62,44
B. Organische Bestandteile		
3) Protein	22,69	22,88
4) Ätherlösliche. . . . . . . Stoffe (Fette u. a.)	1,63	4,69
	99,81	99,80

Wir ersehen aus dieser Tabelle, daß Proteïn und Wasser fast zu gleichen Teilen in Wurzelteil und Reusenzahn vorhanden sind, während die Bestandteile der Asche um einige Prozente mehr im Reusenzahn vorkommen als im Wurzelteil. Hervorzuheben ist hingegen die Tatsache, daß der Basalteil beinahe dreimal soviel ätherlösliche Stoffe enthält als der Reusenzahn.

Tabelle II.

Zusammenstellung der Asche.

	Reusenzahn	Wurzelteil
a. Kalk (CaO)	39,39	49,43
b. Magnesia (MgO).	0,73	1,34
c. Phosphorsäure (P_2O_5)	56,19	44,76
	96,31	95,53

Der Rest von 100 Prozent ist wahrscheinlich Kohlensäure, die sich auch beim Behandeln der Substanz mit Salzsäure durch Aufbrausen zu erkennen gab.

Tabelle III.

Zusammenstellung der in der Asche enthaltenen Bestandteile aus Tabelle II auf die Substanz umgerechnet.

	Reusenzahn	Wurzelteil
a. Kalk (CaO)	26,13	30,86
b. Magnesia (MgO)	0,47	0,84
c. Phosphorsäure (P_2O_5)	37,28	27,95

Wie aus den einzelnen Tabellen hervorgeht, bestehen die mineralischen Bestandteile der Substanz demnach zur Hauptsache aus phosphorsaurem Kalk. Doch könnte die P_2O_5 auch noch an die geringen Spuren von Magnesia (MgO) gebunden sein, außerdem die Kohlensäure (CO_2) an Kalk.

Als Vergleich mögen hier noch einige Zahlen dienen, die wir in dem Buche »Anatomisch-physiologische Tabellen für Mediziner« von H. Vierordt (76) über die Zusammensetzung des Zahnbeins bei den Zähnen der höheren Vertebraten, speziell des Menschen, finden.

Zahnbein:	phosporsaurer Kalk:	59,90%;
	organische Substanz:	28,93%;
	kohlensaurer Kalk:	12,93%;
	phosphorsaure Magnesia:	1,08%;
	Wasser:	4,29%.

4. Histologische Untersuchungen.

a. Methode der Untersuchungen.

Die makroskopische, speziell die chemische Untersuchung hat ergeben, daß sowohl Wurzelteil wie Reusenzahn einen großen Kalkreichtum aufweisen und daher nach Einbettung mit Paraffin nicht direkt mit dem Mikrotom geschnitten werden konnten. Um nun für die feineren histologischen Untersuchungen geeignete Präparate zu erhalten, brachte ich verschiedene Reusen in gewöhnliche Entkalkungsflüssigkeiten. Als letztere kam am häufigsten die 6%ige schweflige Säure in Betracht, da sie bei vorsichtiger Behandlung ausgezeichnete Resultate lieferte und keine Schrumpfung des Gewebes eintrat. Die für die Serienschnitte besonders zugeschnittenen Stücke kamen etwa 2 Tage in absoluten Alkohol und dann 2 Stunden in Aq. dest. Darauf ließ ich etwa 2—3 Tage die 6%ige schweflige Säure auf die Teile einwirken, gewöhnlich richtete sich die Dauer der Entkalkung nach der Größe der Objekte. Fast immer wurde in dieser Weise eine vollständige Entkalkung erzielt, die Reusen ließen sich biegen und mit dem Messer anschneiden, Gestalt und Farbe war unverändert geblieben. Aus der Säure gelangten die Stücke für 6—8 Stunden in fließendes Brunnenwasser, um erstere vollständig abzuspülen und somit jegliche Schwierigkeit bei der Färbung zu vermeiden. Nachdem die Objekte dann noch 2 Stunden in Aq. dest. gelegen hatten, wurden sie mit Alkohol von allmählich steigender Konzentration behandelt.

Weniger für die Entkalkung geeignet, wenigstens speziell für vorliegende Untersuchungsobjekte, zeigte sich die 8%ige Salpetersäure, ihre Benutzung hatte eine Aufquellung und Verlagerung der Gewebsteile zur Folge. Schließlich gebrauchte ich noch diejenige Lösung für Entkalkung, die von Ebner angegeben wird. Diese Flüssigkeit eignet sich sehr bei feineren histologischen Studien; sie verursacht nicht die geringste Schrumpfung, indes wich der Kalkreichtum aus den Reusen bedeutend langsamer als bei Anwendung der 6%igen schwefligen Säure. Die Komponenten der Flüssigkeit wurden nach folgenden Gewichtsteilen zusammengestellt: Chlornatrium 25 ccm; Aq. dest. 100 ccm; 96%iger Alkohol 500 ccm und konzentrierte Salzsäure 2,5 ccm. Aus diesen Bestandteilen wurde eine kalt gesättigte Lösung hergestellt. Während der Dauer der Entkalkung wurden der Lösung von Zeit zu Zeit einige Tropfen Salzsäure zugeführt, um dieselbe wirksam zu halten.

Zwecks Einbettung in Paraffin kamen die so entkalkten Stücke 24—36 Stunden in Alk. abs., dann 2—3 Stunden in Chloroform und etwa 3 Stunden in flüssiges Paraffin vom Schmelzpunkt 40° C; zum definitiven Einbetten nahm ich Paraffin vom Schmelzpunkt 58° C. Der Wurzelteil wurde nun nach allen Richtungen in Serienschnitte zerlegt, die mit dem Mikrotom von Schanze, Leipzig, angefertigt wurden. Ihre Schnittdicke betrug durchschnittlich 15 μ, zeitweise gelang es mir auch, Schnitte in der Dicke von 10 μ und mitunter solche von 5 μ zu erhalten. Bemerken muß ich noch, daß es mir leider unmöglich war, Serienschnitte des Wurzelteiles zu erhalten, die in Richtung parallel zur Fläche der Platte liefen.

In diesem Punkte habe ich nur Teilschnitte bekommen, und als Ersatz in dieser Hinsicht wurden, um die Untersuchungsmethode vollständig durchzuführen, noch verschiedene Schliffe hergestellt.

Vollständige Serien erhielt ich wohl in Querschnitten, die senkrecht zur Kante des Wurzelteiles gerichtet sind und in Längsschnitten, die parallel zur betreffenden Kante hergestellt wurden. Indes wurden aus dem Reusenzahn nur aus einzelnen Regionen sowohl aus der unteren Hälfte direkt vor dem Basalteil als auch aus dem oberen Abschnitt Quer- und Längsschnitte angefertigt. Die so hergestellten Schnitte wurden vorsichtig mit Hilfe von Pinsel oder Pinzette auf den Objektträger übergeführt und auf letzterem unter Anwendung der kombinierten Eiweiß-Glyzerin-Wassermethode aufgeklebt. Darauf kamen die in dieser Weise mit den Serien versehenen Objektträger etwa 2—3 Tage in den Thermostaten und wurden dann, nachdem ich mich von dem vollständigen Festkleben der Schnitte überzeugt hatte, von dem überflüssigen Paraffin durch Behandlung mit Xylol befreit. Erst dann trat die Färbung ein. Hierbei stellte sich nun zeitweise eine unerwartete

Schwierigkeit ein, die wohl in der Hauptsache auf die lange Dauer der Konservierung der Objekte in Alkohol zurückzuführen sein dürfte. Hatte ich ferner die Salpetersäure oder Ebnersche Flüssigkeit für die Entkalkung benutzt, so nahm das Chromatin der Kerne kaum oder nur eine sehr schwache Tinktion an. Besser war der Erfolg, wenn die voraufgegangene Entkalkung durch schweflige Säure geschehen war, zwar war auch dann notwendig, daß die Schnitte meistens weit über 24 Stunden im wässerigen Hämatoxylin blieben, um brauchbare Serien zu bekommen. Für die Färbung der Schnitte kam in der Regel die wässerige Hämatoxylinlösung nach Delafield und Nachfärbung mit wässerigem Eosin zur Anwendung. Eine ebenso intensive gleichmäßige Tinktion sämtlicher Gewebskomplexe erzielte ich auch bei Benutzung des wässerigen Hämalauns im Verhältnis 1 : 20. Nur ist erforderlich, daß nach stattgehabter Färbung die Schnitte 12 Stunden in Alaunwasser und wenigstens ebenso lange in fließendes Brunnenwasser kommen, um eine spätere Kristallbildung zu vermeiden. Zum Nachfärben gebrauchte ich auch sehr oft die Pikrinsäure-Fuchsinsolution nach van Gieson. Diese Lösung in Kombination mit Hämatoxylin liefert großartige Resultate und ergab eine ausgezeichnete Differenzierung der verschiedenen Gewebskomplexe. Es färbt sich nämlich das Dentin dunkelrot, das Protoplasma der Pulpazellen und die Muskulatur der Schleimhaut gelb, die Kerne braun und das Bindegewebe in den Papillen hellrot. Zuweilen fand auch das Heidenhainsche Hämatoxylin und Nachfärbung mit van Gieson Verwendung. Im allgemeinen ist die Vorfärbung mit Delafieldschem Hämatoxylin oder Hämalaun vorzuziehen, da diese eine zartere Tinktion ergeben und die feinsten Gewebszüge besser erkennen lassen. Vereinzelt wurden noch Färbungsversuche mit Safranin, Pikrokarmin nach Ranvier, alk. Boraxkarmin und Bleu de Lyon angestellt. Endlich färbte ich noch verschiedene Schnitte mit Orcein und besonders mit der Weigertschen Flüssigkeit, um die elastischen Fasern im Bindegewebe nachzuweisen.

b. Struktur des Wurzelteiles.

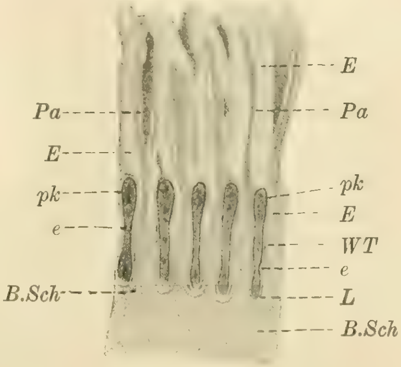
Die histologische Untersuchung möge beginnen mit der Betrachtung derjenigen Serien, die Querschnitte aus der Spitze des Basalteiles enthalten. Auf diesen Schnitten sehen wir die Grundsubstanz des Wurzelteiles in ihrer ganzen Ausdehnung von zahlreichen mehr oder weniger großen Kanälen durchzogen. Letztere sind gewöhnlich im Querschnitt getroffen und lassen verschiedene höchst unregelmäßige Formen erkennen, deren Lumen sehr variiert. Die kleineren Kanäle zeigen gewöhnlich eine runde oder ovale regelmäßige Form, während die größeren Kanäle eine sehr verschiedenartige Gestalt besitzen, oft lang ausgezogen mit zahlreichen Vorsprüngen und Einbuchtungen, so daß das Lumen die eigenartigsten Formen annehmen kann. Letztere geben so in ihrer reichen Anordnung und Vollständigkeit der Grundsubstanz das Aussehen eines unregelmäßigen Netzwerkes von Lücken, die nur in schmalen Ringen von der Hartsubstanz umgeben werden. Der Inhalt dieser zahlreichen Kanäle, den wir in seiner Gesamtheit als Pulpagewebe auffassen müssen, hat eine feinfaserige zellenreiche Struktur, die verschiedene größere und kleinere Blutgefäße enthält, die ihrerseits von einer starken Pigmentanhäufung umgeben sind. Das Pigment liegt ferner noch zerstreut in mehr oder weniger dichten Komplexen in dem ganzen verzweigten Pulpanetz und erschwert dadurch sehr die feinere histologische Untersuchung. Die bald in breiteren, bald in schmäleren Ringen die einzelnen Pulpakanäle umgebende Hartsubstanz bildet oft halbinsel- oder zapfenartige Vorsprünge in das zellenreiche Gewebe des Kanalsystems, die sich mit andern gleichartigen Bildungen vereinigen und so das Kanallumen verringern. Die größeren Kanäle selbst anastomosieren durch kleinere miteinander. Gewöhnlich sehen wir die Kanäle im Querschnitt getroffen, so daß die Annahme wohl berechtigt ist, daß dieselben in Richtung der Längsachse des Wurzelteiles, wenn auch teilweise unter schwacher Wellenbiegung, den letzteren durchlaufen. Die Serienschnitte ergeben ferner, daß der unter vielen Biegungen verlaufende Hartsubstanzring in den seitlichen Umgrenzungen des Basalteiles unterbrochen ist und hier verschieden große Lücken zeigt, in die das zellenreiche Bindegewebe der Schleimhaut eindringt. Dasselbe umgibt diesen Teil vollständig, so daß die sich zu Bündeln zusammenlegenden Bindegewebsfasern mit zahlreichen Blutgefäßen durch die sowohl in der Mitte wie an den Enden der Hartsubstanz auftretenden Lücken eintreten können und als feinfaseriges Gewebe die zahlreichen Kanäle innerhalb der Grundsubstanz vollständig ausfüllen. Aus dieser Einrichtung resultiert natürlich eine innige und starke Verbindung zwischen Basalteil und Kiemenbogenschleimhaut.

Was nun den feineren Bau der Hartsubstanz in diesem Abschnitte des Wurzelteiles anbetrifft, so beobachten wir, daß das betreffende Gewebe nicht homogen ist. Diejenigen Partien des Dentins, die den Pulpakanälen direkt anliegen, weisen nämlich eine dunklere und zugleich gleichmäßigere Färbung auf als die dazwischen liegenden Teile der Hartsubstanz. Das sich dunkler färbende Dentin, welches als schmaler Ring die einzelnen Pulpakanäle umzieht, enthält vereinzelt Kanälchen, die mit offener Mündung mit dem Zahnmarkgewebe verbunden sind. Sie sind an Zahl sehr gering und treten meistens als Spalträume auf. Da sie noch keine besonders sich färbende Wandung besitzen, so können sie leicht übersehen werden. Wenn nun auch vorliegende Spalträume von geringerer Kürze sind, als die in andern Teilen der Hartsubstanz auftretenden gleichartigen Elemente, so müssen wir sie doch als die ersten Bildungen von Dentinkanälchen ansehen, die, wie bei schärfster Einstellung zu sehen ist, von bestimmten der Hartsubstanz anliegenden Zellen protoplasmatische Fortsätze erhalten. Zwischen diesen durch Hämatoxylin charakteristisch blau sich färbenden Dentinringen liegt nun ein helleres Hartsubstanzgewebe, das sich in zweifacher Weise imbibiert hat. Zunächst laufen innerhalb der helleren Zwischenschicht der Grundsubstanz, zum Teil von den stärker gefärbten Randzonen der Pulpakanäle ausgehend, zahlreiche blau gefärbte Linien. Sie bilden in ihrer Gesamtheit ein zierliches Gerüst oder Maschenwerk aus dunkeln Linien, die unregelmäßig gelagert sich mehrmals kreuzen. Gewöhnlich sind auch einzelne größere Komplexe solcher Bildungen zu beobachten, so daß sie sich in der Mitte zu knotenartigen Centren zusammenlegen, von denen dann mitunter höchst feine Stränge auslaufen. Auf andern Schnitten, die aber derselben Partie des Wurzelteiles entnommen sind, habe ich die Beobachtung gemacht, daß sich mehrere solcher blau gefärbter Linien zu Komplexen oder besser Bündeln zusammenlegen. Aus letzterem Umstande und auch aus dem Vorkommen derselben innerhalb des Basalteiles läßt sich wohl die Folgerung ziehen, daß genannte blau tingierte Stränge innerhalb der helleren Grundsubstanz nichts andres als collagene Bindegewebsfasern oder Bündel darstellen, die am Aufbau des Wurzelteiles beteiligt sind und infolge einer starken Verkalkung die intensive blaue Färbung angenommen haben.

Auf Querschnitten von embryonalen Stammteilen eines Flossenstachels von einem *Acanthias*-Embryo hat Markert (44) ähnliche Beobachtungen gemacht. Er findet zwei sich dunkel färbende Schichten, die, zu außen und innen gelegen, durch eine schmälere heller gefärbte Schicht getrennt sind. Die dunkeln Schichten sind nach ihm auch nicht homogen, sondern helle Grundsubstanz, in der neben dunkelblau gefärbten Dentinröhrchen ein Netz dunkelblauer Linien auftritt, die er für Bindegewebsfasern hält. Gleichartige Befunde erwähnt noch Studnicka (69) bei den Placoidschuppen von *Scyllium* und den Zähnen von *Chimaera* und *Myliobatis*. Wir haben bereits an einer andern Stelle gesehen, daß mit dem unteren Abschnitt des Basalteiles besonders zahlreiche Bindegewebsbündel in Verbindung treten und unter Auflösung in einzelne Fasern als solche in die reichlich vorhandenen Perforationen eindringen. Auf unsern Schnittserienbildern können wir den Verlauf dieser Bindegewebsbündel beobachten. Besonders in der unteren Partie des Wurzelteiles, die in der bindegewebigen Schleimhaut befestigt ist, sieht man, wie von allen Seiten eine große Anzahl Bindegewebsfasern zu breiten Bündeln vereinigt an die Grundsubstanz herantreten und schließlich in sie übertreten. Leider ließ sich bei dem ausgewachsenen Material nicht verfolgen, wie sich diese Bündel zwischen den übrigen Bindegewebsfasern der Grundsubstanz verlieren. An den mittleren Abschnitten des Basalteiles beobachten wir geschilderte Bindegewebsbündel nur noch vereinzelt in kleineren Abständen und unter sich parallel verlaufend. Diese dringen auch durch die Lücken der Grundsubstanz in das Pulpanetz ein, oder gehen, wie bei jüngeren noch nicht vollständig ausgebildeten Wurzelteilen, in letztere über und nehmen so durch starke Verkalkung am Aufbau derselben teil. Genannte Bündel bilden im allgemeinen die sog. »durchbohrenden Fasern«, die sich auch bei andern Placoidorganen wiederfinden, hier wie dort die Basalteile im Corium befestigen und wohl als ein Analogon der SHARPEYschen Fasern angesehen werden dürfen.

Diejenigen Querschnittserien, die aus dem zwischen Spitze und Mitte des Basalteiles gelegenen Abschnitt hergestellt wurden, enthalten Bilder, die bereits eine schwache Differenzierung in dem Aufbau des Wurzelteiles erkennen lassen. Wir beobachten, daß das eine Ende des Schnittes breiter ist und zahlreichere Lücken und Unterbrechungen innerhalb und am Rande der Grundsubstanz besitzt als der übrige Teil desselben Schnittes. Besonders auffallend tritt uns dieser Unterschied auf Schnitten entgegen, die aus den Basalteilen der farblosen Reusen angefertigt wurden. Bereits in der makroskopischen Beschreibung hob ich die sockelartige Verbreiterung des basalen Teiles dieser Reusen hervor. Deutlicher läßt sich diese Erscheinung auf mikroskopischen Schnitten verfolgen, wo in dem betreffenden Abschnitt ein stark vermehrter Gerüstaufbau der Grundsubstanz mit zahlreichen Pulpakanälen stattgefunden hat, so daß letztere Partie der ganzen Reuse einen sehr festen Halt in dem Bindegewebe der Schleimhaut gibt.

Endlich wollen wir diejenigen Schnitte des Basalteiles untersuchen, die aus seiner Mitte genommen sind, bei denen also auch die innere Konkavität des Wurzelteiles in den Querschnitt fällt. Diese Schnittserien ergeben nun deutlich die bereits erwähnte angebahnte Differenzierung im Bau des Wurzelteiles derart, daß letzterer in zwei Teile zerfällt, zwischen denen durch eine zarte gleichmäßige seitliche Einbuchtung eine Art Einschnürung gegeben ist. Der untere Abschnitt des Wurzelteiles erscheint breiter und zeigt, wie auch auf Taf. XIX, Fig. 16 zur Darstellung gekommen ist, im äußeren Bau der Grundsubstanz an dem einen Ende eine eckige Form. Gleichzeitig besitzt diese basale Partie auch auf diesen Serienschnitten, wie dieselbe Fig. 16 zum Ausdruck bringt, zahlreiche Kanäle, die ebenfalls nur von einer schmalen Zone von Dentin umgeben werden, wie an andern Stellen bereits näher erörtert wurde. Wenn auch schon auf diesen Schnitten die Zahl der Dentinkanälchen größer ist, so ist eine deutliche Anordnung und besondere Wandung, wie wir noch näher sehen werden, noch nicht scharf sichtbar. Der oben durch die erwähnte Einschnürung abgegrenzte Teil unterscheidet sich im gröberen Aufbau vom basalen unteren Abschnitt zunächst dadurch, daß die Zahl der Pulpakanäle erheblich verringert ist. Etwa zwei bis drei Kanäle, die hier, regelmäßig angeordnet, im Centrum der Grundsubstanz in einer Reihe hintereinander gelagert sind, finden sich nur noch vor. Dadurch nimmt das Dentin selbst an Masse zu und umschließt auch in breiten Lagen die einzelnen Kanäle. Ferner schließt der obere Abschnitt des Wurzelteiles in einer allmählichen Rundung ab, die vollständig geschlossen ist und keine Perforationen besitzt, durch die Bindegewebe eindringen könnte. Erwähnen möchte ich noch, daß an den basalen Enden des Wurzelteiles noch ein bis zwei tiefe Einschnitte in der Grundsubstanz auffallen, durch die Blutgefäße und Bindegewebsbündel in das Pulpanetz übergehen. In Textfig. 3 ist uns ein Bild von der Anordnung der Wurzelteile im Bindegewebe gegeben, die tiefen Einbuchtungen sind hier bei *L* als Unterbrechungen in der Linie angedeutet. Die dunkeln Kreise und Punkte bei *pk* sollen die zahlreichen Pulpakanäle wiedergeben, während bei *e* die schwache Einschnürung der Grundsubstanz angegeben ist. Die ausgesprochene Rundung des oberen Abschnittes des Wurzelteiles ist auch auf dieser



Textfig. 3.

L, Lücke des Basalteils; *pk*, Pulpakanäle; *e*, Einschnürung der Grundsubstanz; *E*, Epithel; *Pa*, Papillen; *WT*, Wurzelteil; *B.Sch*, bindegewebige Schleimhaut, Textfigur zu erkennen. Schließlich ergibt noch die feinere histologische Untersuchung manche Unterscheidungspunkte zwischen beiden Abschnitten des Wurzelteiles. Die obere Partie zeigt auf den mit Hämatoxylin und Eosin gefärbten Schnitten, abgesehen von den zahlreichen Dentinkanälchen, auf deren genaue Untersuchung ich an einer späteren Stelle noch zu sprechen kommen werde, einen homogenen Bau. Dagegen beobachtet man auf Schnitten aus dem unteren Abschnitt des Basalteiles zwischen den bereits bekannten dunkleren Dentinzonen eine helle Zwischenschicht, die auch hier ein zierliches Maschenwerk blau gefärbter, verkalkter Bindegewebsfasern enthält. Ferner erkannte man auf diesen Serien zwischen dem feinen Faserflechtwerk, jedoch nur bei schärfster homogener Immersion, eine feine Granulation des Gewebes, die in Punkten und Kreisen hervortritt und gewöhnlich hellgraues Aussehen zeigt. Letztere Erscheinung war in der ähnlichen inhomogenen Grundsubstanz auf früheren Schnitten noch nicht sichtbar. Diese runden Querschnitte liegen nun nicht aneinander, sondern sind von einer helleren Zwischenschicht umgeben, die ihrerseits wieder von dem Fasernetz umsäumt wird. Verschiedene Autoren, so auch MARKERT (44), halten derartige kleinere Querschnitte für Bindegewebsfasern. Auf meinen Präparaten haben letztere aber keine typische Färbung collagener Bindegewebssubstanz angenommen; es wäre ja nicht ausgeschlossen, daß hier und da einzelne Fasern als Querschnitte in dem blau gefärbten Maschenwerk zu sehen sind. Indessen möchte ich eher die Vermutung aussprechen, daß das feine Maschenwerk innerhalb der Grundsubstanz eine Ablagerung von organischen Stoffen in den Basalteil enthält, für welchen Gedanken besonders auch die hellgraue Farbe der zahlreichen Punkte und Kügelchen innerhalb der helleren Zwischensubstanz spricht. Vor allem glaube ich aber in der chemischen Analyse einen Anhaltspunkt für meine Vermutung zu haben; dieselbe läßt ja erkennen, daß der Wurzelteil beinahe dreimal soviel ätherlösliche Stoffe enthält als der Reusenzahn, und es wäre demnach wohl nicht ausgeschlossen, daß letztere Stoffe mit dem in dem Wurzelteil in Menge vorhandenen Proteïn in dem feinen Netzwerk der Grundsubstanz abgelagert sind.

Die obere Partie des Wurzelteiles zeigt hingegen keine Streifung und Granulierung des Hartsubstanzgewebes. Indes findet sich hier auch zahlreiches Pigment innerhalb der Grundsubstanz, das im unteren Abschnitte des Basalteiles meistens auf die Pulpakanäle lokalisiert war. Gewöhnlich zeigt das in größeren Mengen vorkommende Pigment eine leichte Anordnung in konzentrischen Ringen um die einzelnen Pulpakanäle, so daß diese Tatsache fast zu der Annahme führen könnte, als ob eine periodische Schichtung der Grundsubstanz stattgefunden hätte. Eine Schichtung des Dentins selbst, so z. B. das Vorhandensein von Konturlinien, die sich besonders in den Zähnen der Amnioten vorfinden und der Ausdruck für ein periodisches Wachstum der Grundsubstanz sind, läßt sich bei unserm Objekte nicht feststellen. Am äußeren Rande des oberen Abschnittes des Wurzelteiles nimmt das Pigment eine besondere Zone ein und ist hier in fein- und grobkörniger Form vorhanden, fast in gleicher Breite ringartig dem freien Rande parallel laufend. Endlich finden wir in der Grundsubstanz noch zahlreiche feinere Kanälchen, die von den einzelnen Pulpakanälen ihren Ausgang nehmen. Ihrer Anordnung und ihrem Bau nach zeigen sie Ähnlichkeit mit den Dentinkanälchen bei den höheren Vertebraten, wenn diese auch im Dentin der letzteren dichter stehen als bei unsern Objekten. Für das Zahnbein der höheren Wirbeltiere ist das Vorkommen genannter Kanälchen nun charakteristisch. Wir müssen daher die Grundsubstanz der Reusen als Dentin ansehen, die feineren Röhrchen als Dentinkanälchen und die in seinem Innern vorkommenden größeren Kanäle als Pulpakanäle betrachten, die durch ihre Lagerung besonders im unteren Abschnitt des Basalteiles ein netzartiges Aussehen darbieten. Röse schlägt für eine derartige Dentinbildung mit reich verzweigter Pulpahöhle den Ausdruck »verästeltes Zahnbein« vor. Was nun den Verlauf und Bau der einzelnen Dentinkanälchen anbetrifft, so nehmen diese sehr oft als größere Lücken oder Spalträume von den einzelnen Pulpakanälen ihren Ursprung. Diese Lücken im Anfangsteil der Dentinröhrchen geben nun bald unter zwei- bis dreifacher Teilung ihr Lumen auf und dringen unter radiärem Verlauf zur Oberfläche hin in die Grundsubstanz ein. Schließlich lösen sie sich peripherwärts dichotomisch als feines Geäst auf. Derjenige Teil der Dentinkanälchen, der als Spaltraum an der »Zahnmark«-Höhle beginnt, besitzt noch keine eigne Wandung, die infolge bestimmter Färbung deutlich imbibiert wurde. Erst im oberen Teile der Kanälchen und auch in ihren feinen Verzweigungen tritt die sichtbare Umkleidung derselben durch eine deutliche Wandung hervor. Durch die kombinierte Hämatoxylin-Eosinfärbung wird nämlich die Wandung der Kanälchen blau gefärbt, während das dazwischen liegende Dentin einen rötlichen Farbenton erhält. Zwischen den mittleren Pulpenkanälen des oberen Abschnittes des Wurzelteiles treten innerhalb des breiten Dentinringes die Zahnbeinröhrchen oftmals mit denjenigen benachbarter Zahnmarkkanäle in Kommunikation und bilden zahlreiche Anastomosen. Dadurch werden mehr oder weniger größere Partien von Dentin durch die Zahnbeinröhrchen umschlossen und bilden so Dentin-»Inselchen«, wenn ich mich so ausdrücken soll, die besonders in weniger stark gefärbten Abschnitten durch die blau gefärbte Umgrenzung der Dentinkanälchenwandung hervortreten. Natürlich variieren diese »Inselchen« sehr in ihrer Größe und können selbst kleinste Kreise vorstellen, die aber nicht mit den Kreisen und Punkten zu verwechseln sind, die das Querschnittsbild von den als Ablagerung organischer Stoffe oder etwa von den mit in die Verkalkung eingetretenen Bindegewebsfasern gibt, und deren granulierter Charakter, gerade bei den ersteren, als Ganzes in einer hellen Substanz, nicht zu verkennen ist. Wir haben also gesehen, daß im histologischen Aufbau in der Tat eine Differenzierung im Wurzelteil vorhanden ist, dessen basaler Teil in der Hauptsache aus bindegewebigen Elementen sich aufbaut, während der obere Abschnitt durch besondere Bildungselemente begründet sein muß. Diese Partie besitzt auch nur den hell glänzenden Überzug, wie bereits in der makroskopischen Beschreibung erwähnt wurde und auf deren genaue Struktur ich später noch zu sprechen kommen werde. Inwiefern dieser auffallende Unterschied im Aufbau des Basalteiles der Reuse entwicklungsgeschichtlich begründet ist, habe ich nicht feststellen können; es sei mir aber gestattet, über diesen Punkt einige Angaben hier zu machen, die KLAATSCH (35) bei andern Placoidorganen festgelegt hat. Er findet bei verschiedenen Plagiostomen unregelmäßige Basalplatten, in die vom Rande Buchten ins Innere eindringen und so auf »eine Reduktion der Basalplatte« hinweisen, während der obere Teil im gleichmäßigen Bau »erhalten« ist. Genannter Forscher erklärt vorliegende Tatsache in folgender Weise: »Indifferente mesodermale Elemente stellen die gemeinsame zellige Anlage für den Spitzenteil und den oberflächlichen Teil der Basalplatte dar.« Diese Elemente bezeichnet KLAATSCH als Scleroblasten, »die, dem Bindegewebe des Schuppenkeimes entstammend, eine Hartsubstanz liefern«. Weiter sagt er: »Die Bildung des oberflächlichen Teiles der Basalplatte erfolgt im direkten Anschluß an die Bildung des Dentinkegels. Der Unterschied zwischen beiden Teilen des Placoidorgans beruht nur darin, daß im Spitzenteil die Scleroblasten ihrem Produkte allein auf der Innenseite desselben anlagern, während sie, wo die nahe örtliche Beziehung zur Epidermis aufhört, die sich flächenhaft in der Cutis ausdehnende Basalplatte an der Außen- wie an der Innenseite bedecken.« — »Im Anschluß an die indifferenten Mesodermzellen werden andre Elemente in den scleroblastischen Prozeß einbezogen, welche durch die Abscheidung einer fibrillär zerfallenden Grundsubstanz sich den differenzierten Bindegewebszellen der Cutis anreihen. Dadurch werden bindegewebige Bestandteile in die Substanz der Basalplatte aufgenommen. So gesellt sich zum oberflächlichen Teil der Basalplatte der tiefe Teil derselben hinzu.«

In den central gelegenen Pulpakanälen findet sich gewöhnlich in der Mitte ein Blutgefäß, das dicht mit Blutkörperchen gefüllt ist und eine verhältnismäßig starke Wandung besitzt, auf deren histologische Struktur ich später noch eingehen werde. Um dieses Blutgefäß lagert ein bräunlich-schwarzes Pigment, das zeitweise durch Zellen durchbrochen wird. Letztere füllen nun den ganzen Hohlraum des Dentins vollständig aus. Da die genaue feine Struktur dieser Zellen wegen des stellenweise sehr dichten Pigments sich nicht gut feststellen ließ, so zog ich Schnitte durch die farblosen Reusenbasalteile zum Vergleich heran, in denen nämlich noch keine Spur von Pigment vorhanden ist. Auch in diesen Pulpenkanälen besteht der Inhalt aus einem feinfaserigen, zellenreichen Gewebe, das die verschiedensten Kernformen aufweist. Eine typische Anordnung von Odontoblastenzellen, die in einschichtiger Lage, wie ein Cylinderepithel, dem übrigen Pulpagewebe aufsitzen und als Membrana eboris (Kölliker) vor allem für die höheren Vertebraten charakteristisch ist, habe ich auf meinen Schnitten nicht feststellen können. So schreibt Hertwig (24) bereits, daß die Odontoblasten in den Hartsubstanzgebilden der Selachier von denen der höheren Tierzähne bedeutend abweichen. Sie liegen auch auf unsern Schnitten entsprechend der besonderen Ursprungs- und Verlaufsweise der Dentinröhrchen im Pulpagewebe zerstreut, ohne eine besondere Zellenlage zu bilden. Gewöhnlich beobachten wir zweierlei Zellarten; die einen sind mehr spindelförmig mit großem Kern und meistens mit spärlichem Protoplasmaleib, die, fast immer senkrecht mit ihrer Längsachse gegen das Dentin gestellt, ihre sehr zarten und nur bei schärfster Einstellung zu sehenden kernlosen protoplasmatischen Fortsätze in die Dentinröhrchen hineinsenden. Mitunter liegen sie auch flach der Grundsubstanz an und schicken nur kürzere Fortsätze aus. Die andre Zellform zeigt mehr rundere Gestalt mit rundlichem Kern und größerem Protoplasmaleib, sie entsenden auch nur kürzere Fortsätze und finden sich vor allem in der Pulpa des Reusenzahnes. Ferner enthält das Pulpagewebe noch größere ovale Kerne mit zierlichem Chromatingerüst, daneben große und kleine rundliche Kerne, endlich noch typische längliche Bindegewebskerne. Im allgemeinen sehen wir zweierlei Kernformen, die länglichen und runden; auch sind meistens die spindelförmigen Odontoblasten vorhanden, die selbst zu zwei nebeneinander vor der Mündung eines Dentinröhrchens sich lagern können, wie auf Taf. XIX. Fig. 12 gezeigt ist. Die sonstigen verschiedensten Kernformen, z. B. kleine rundliche Kerne, stellen wohl zum Teil auch nur Querschnitte der ovalen Kerne dar. In bezug auf unsern Befund sei nun noch erwähnt, daß Richter (54) und Markert (44) im Pulpagewebe des Flossenstachels von *Trygon* und *Acanthias* ebenfalls zwei verschiedene Arten von Odontoblasten vorfanden, über deren spezielle Bedeutung sie trotz embryonalen Materials keine näheren Angaben machen können. Letzterer Autor weist noch darauf hin, daß sich bei Hannover (21, 22) ähnliche Aufzeichnungen finden, indem er folgende Stelle angibt: »Hannover hat die Stacheln eines jungen Dornhaies untersucht, der noch einen großen Dottersack trug. Er weist auf die große Ähnlichkeit zwischen dem Stachelkeim und dem in einer früheren Arbeit von ihm beschriebenen Zahnkeim von Säugetieren hin und kommt bei einer eingehenden Vergleichung zu der Annahme, daß sich beide Bildungen auf dieselbe Weise entwickelt haben, der jüngste Teil ist in beiden Fällen die Basis, der älteste die Spitze. Die Basis des Stachelkeimes besteht aus kleinen runden Zellen mit rundem, ovalem und eckigem Kern, später verlängern sich diese, und es bildet sich allmählich eine faserige Struktur aus.« Hannover konnte die Sache des ungenügenden Materials wegen nicht weiter verfolgen; er glaubt indes, daß die langen Kerne in der feinfaserigen Masse den Dentintuben die Entstehung geben.

Schließlich tritt noch auf den Serienschnitten durch die farblosen kleinsten Reusenbasalteile die bindegewebige Anlage der Hartsubstanz deutlich hervor. Durch die kombinierte Hämatoxylin-Pikrinsäure-Fuchsinimbibition sind die einzelnen Bindegewebsfaserzüge und auch Querschnitte derselben sichtbar geworden. Ebenfalls zeigen sich auch hier zwischen den Fibrillen vereinzelte Spalträume in der Grundsubstanz, die ihren Ausgang von den Pulpakanälen nehmen und, obgleich sie noch von keiner eignen Wandung begrenzt sind, als die ersten Anlagen von Dentinkanälchen gedeutet werden müssen. Sicherlich dürfte die definitive Gestaltung und besondere Auskleidung der Kanälchen, wenn ich mich so ausdrücken darf, aus der beginnenden Tätigkeit der Odontoblasten resultieren, die darin besteht, daß sie feine, zarte, protoplasmatische Ausläufer in diese Dentinspalträume hineinsenden. Auch entwicklungsgeschichtlich ist bei andern Hartgebilden der Elasmobranchier der Nachweis geführt, daß das Bindegewebe einen großen Anteil hat an der Bildung der Basalplatten. So hat Hertwig (24) für die Zähne und Placoidschuppen verschiedener Plagiostomen in dieser

Hinsicht die histologischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen durchgeführt. Er bezeichnete daher auch den Basalsockel der Placoidschuppe wegen seines bindegewebigen Aufbaues als Schuppencement. MARKERT (44) fand ebenfalls beim *Acanthias*-Flossenstachel, daß Bindegewebsfasern in allen Entwicklungsstadien bis zum fertigen Zustand die Grundlage für die Stachelhartsubstanz bilden. Erst später lagert sich homogenes Dentin an, »das möglicherweise ganz ohne Beteiligung von Bindegewebsfasern entsteht, wohl sicher aber solche höchstens in ganz spärlichem Maße umschließt«. Den zuerst gebildeten Teil nennt er »primäre Hartsubstanz«, im Gegensatz hierzu das später hinzukommende Dentin »sekundäre Hartsubstanz«. Erstere unterscheidet sich von letzterer »durch den faserigen Bau und geringen Grad von Färbbarkeit namentlich in Hämatoxylin«.

Die Untersuchung der Längsschnitte, die parallel zur Kante des Basalteiles angefertigt sind, bestätigen im allgemeinen die bisherigen Befunde. Besonders schön tritt auf ihnen das reich verzweigte Pulpanetz hervor; die einzelnen »Zahnmark«-Kanäle sind gewöhnlich in ihrer ganzen Ausdehnung getroffen, aus welcher Erscheinung man folgern kann, daß dieselben im großen und ganzen parallel dem Hartsubstanzrande laufen und kaum merkliche Biegungen machen. Auch die Blutgefäße innerhalb der Pulpakanäle zeigen sich auf vorliegenden Schnitten in ziemlicher Länge, wie aus der Wandung und den zahlreich hintereinander gelagerten kernhaltigen Blutzellen festzustellen ist. An einzelnen Punkten bildet das Dentin Brücken und Leisten als Querverbindungen zwischen den beiden äußersten Grundsubstanzrändern. Letztere zeigen die bekannten zahlreichen Lücken zum Durchtritt für das Bindegewebe. Gleichzeitig erkennt man prächtig auf Längsschnitten die schmalen ringartig um die Pulpakanäle ziehenden Dentinmassen. Endlich gibt die feinere Untersuchung vorliegender Längsschnittserien eine Bestätigung für die bereits im Querschnittsbild gegebenen histologischen Befunde.

Was nun schließlich die Flächenschnitte anbetrifft, so ließen sich nur Teilschnitte mit großer Schwierigkeit aus den oberflächlichen Partien des Basalteiles anfertigen. Auf ihnen erkannte man besonders die äußerst dichte Pigmentanhäufung innerhalb der Pulpakanäle und im Hartsubstanzgewebe selbst. Vor allem wurden aber auf diesen Flächenschnitten die Odontoblasten und ihre Fortsätze deutlich und scharf sichtbar. Letztere waren oft von ihren Zellen abgerissen und ragten nur zum Teil am Ursprung der Dentinkanälchen, der hier ebenfalls als Spaltraum erschien, hervor. Nicht minder wurden die protoplasmatischen Fortsätze durch ihre hellere Färbung von der umgebenden dunkler gefärbten Dentinsubstanz differenziert. Das aus dem Zahnbeinröhrchen mitunter hervorragende abgerissene Anfangsstück eines Odontoblastenfortsatzes hat eine ziemliche Breite, die gegen das Ende dem Lumen des Dentinröhrchens entsprechend abnimmt. Leider sind die zugehörigen Zellen infolge der intensiven Pigmentanhäufung selten vollständig zu erkennen, meistens nur das breite Kaliber des Anfangsteiles vom Odontoblastenfortsatz.

Da mir besonders die Flächenschnitte nicht in jeder Hinsicht befriedigende Resultate lieferten und überdies die baumartige Verzweigung und feinsten Verästelungen und Endigungen der Dentinkanälchen auf Schnitten überhaupt nicht deutlich genug wurden, so fertigte ich noch einige Dünnschliffe durch den Wurzelteil der Reuse an, um in dieser Beziehung meine histologischen Untersuchungen ergänzen zu können. Es kamen indes nur Flächenschliffe in Betracht, Quer- und Längsschliffe ließen sich infolge der geringen Dicke des Objektes nicht herstellen und dürften dem Gesamtbild auch kaum etwas Wertvolles zugefügt haben. Vor allem kam es mir nun darauf an, die Verzweigungs- und Endigungsart der Dentinkanälchen am Rande des Wurzelteiles scharf und ausgeprägt zu erhalten, da die Schnitte die feinste dendritische Verzweigung nur unvollkommen und am Randteil überhaupt nicht erkennen lassen.

Zu diesem Zwecke benutzte ich die von ZIMMERMANN angegebene Schleif- und Injektionsmethode eines trockenen Zahnes, wie er sie in der Enzyklopädie (13) für mikroskopische Technik schildert. Zunächst wurde der Basalteil entfettet und langsam im Thermostaten getrocknet. Darauf begann ich den betreffenden Teil mit Xylol auf einem Schleifstein ziemlich dünn zu schleifen. Bereits bei diesem Vorgang konnte man einen Schluß auf die zwiefache Natur der Hartsubstanz des Wurzelteiles machen. Der basale Abschnitt des letzteren, der bedeutend heller erscheint als die übrigen Partien und, wie aus der makroskopischen Untersuchung bereits hervorging, nicht den für die übrigen Reusenteile charakteristischen Glanz, hingegen zahlreiche Perforationen besitzt, ging beim Schleifen durch Zerbröckeln vollständig verloren. Diejenige Partie des Basalteiles aber, die der inneren Konkavität angehört und auffallenden Glanz und dunklere Farbe besitzt, ließ sich bis zu einer gewissen dünnen Schicht schleifen. Zunächst achtete ich nun darauf, daß beide Flächen ziemlich gleichmäßig glatt geschliffen wurden, ohne daß der Basalteil als Ganzes bereits die äußerste dünne Fläche erreicht hatte. Derartigen Schliff ließ ich dann einige Minuten in einer gesättigten alkoholischen Fuchsinlösung kochen und daraufhin langsam erkalten. Wiederholt man mehrmals dieses Kochen mit folgendem Verweilen des Schliffes in der sich langsam abkühlenden Lösung, so erreicht man, daß die Luft aus den Dentinkanälchen vollständig herausgetrieben wird und der Fuchsinfarbstoff in die Zahnbeinröhrchen sich ablagert. Die äußersten Verzweigungen und feinsten Endausläufer der Dentinkanälchen sind auf diese Weise scharf sichtbar gemacht worden. Ein bloßes Einschließen der Luft durch Kanadabalsam gibt nicht ein so deutliches und vortreffliches Bild von dem feinsten Kanälchengeäst. Zum Schluß wurde der Schnitt langsam getrocknet und abermals mit Xylol auf dem Schleifstein geschliffen, bis die definitive Dünne erreicht war. Mit einem Pinsel wurde dann der überschüssige Farbstoff vorsichtig von dem Schliff entfernt, letzterer in Xylol nochmals vollständig gereinigt und hierauf in Kanadabalsam eingeschlossen.

Gehen wir nun zur Untersuchung eines derartigen Schliffes, dessen Bild auf Taf. XVIII, Fig. 9 wiedergegeben ist, über. Wir erkennen zunächst, daß der Wurzelteil in ein stark verästeltes Pulpanetz gespalten ist. Die Kanäle selbst haben eine unregelmäßige Form, bald Vorsprünge, bald Einsenkungen zeigend, ihr Zellinhalt ist natürlich gewichen und an die Stelle der Fuchsinfarbstoff getreten. Das Dentin, welches bald große, bald kleine Inseln von Hartsubstanz bildet, wird allseitig von der verzweigten Pulpa umgeben. An einzelnen Stellen treten diese inselartigen Lagerungen zu größeren Streifen zusammen, wie auch bereits auf Schnitten uns ein ähnliches Bild entgegengetreten ist. Innerhalb derartiger Hartsubstanzbildungen finden sich, wie Taf. XVIII, Fig. 9 bei *d* angibt, zahlreiche Dentinröhrchen, die sich baumartig verzweigen, welche Verästelung gerade für die Dentinkanälchen der Elasmobranchier-Hartsubstanzgebilde charakteristisch ist. Sie beginnen von den Pulpenräumen aus mit einem großen offenen Hohlraum, der sich bald in zahlreiche kleine Kanälchen zerklüftet, die sich wieder unter starker Abnahme ihres Lumens verästeln. Die benachbarte Pulpenverzweigung sendet nun ebenfalls von ihrer Wandung aus zahlreiche in ein feines Geäst sich auflösende Zahnbeinröhrchen in die Hartsubstanz, die zeitweise mit den übrigen Dentinkanälchen in Verbindung treten und dadurch ein zierliches Netzwerk darbieten. Zugleich werden kleinste Dentinmassen von den Kanälchen vollständig umgeben. Letztere Erscheinung findet sich gewöhnlich nur bei kleineren Dentinkomplexen. Mitunter treten auf größeren Dentininseln die gegenüberliegenden Zahnbeinkanälchen, wie auch auf Fig. 9, Taf. XVIII angedeutet ist, nicht miteinander in Kommunikation, so daß auf den betreffenden Zahnbeinstreifen in der Mitte eine homogene, durch Kanälchen nicht zerklüftete Stelle vorhanden ist. Das Pulpanetz bildet ein Kanalsystem, wie die Figur darstellt, das sich in starken Bogen und Kurven um die einzelnen größeren Zahnbeinbildungen herumzieht, bald sein Kaliber bedeutend erweiternd, bald auf enge Spalträume verringernd. Letztere dringen dann anscheinend immer tiefer in die Dentininseln ein, so daß an solchen Stellen nur noch ein schmaler Streifen von Hartsubstanz übrig bleibt. Diese schmäleren Pulpakanälchen innerhalb einer größeren kompakten Hartsubstanz sind dann gleichsam stammartig der Ausgangspunkt für zahlreiche kleinere Dentinkanälchen, die nun ein verzweigtes Kanalsystem innerhalb der Dentinplatte bedingen.

In dem Pulpanetz tritt nun besonders derjenige Kanal hervor, der, wie in Fig. 9, Taf. XVIII bei *R.K* zur Darstellung gekommen ist, parallel der inneren Konkavität läuft und als Randkanal auch wohl in der Hauptsache seinen zelligen Inhalt mit Blutgefäßen in die Kavität des Reusenzahnes hineinschicken dürfte. Zugleich ist dieser Pulpakanal des Basalteiles durch sein im großen und ganzen gleichmäßig bleibendes Kaliber und durch sein starkes Lumen ausgezeichnet. Er dürfte aber deswegen besonders hervorgehoben werden, weil seine Wandung der Ausgangspunkt für zahlreiche Dentinröhrchen ist, siehe Fig. 9, Taf. XVIII bei *D.K*, die radiär zum äußeren Rande der inneren Konkavität laufen. In ihren Hauptrichtungen gehen sie untereinander parallel. Die Kanäle selbst zeigen einen geschlängelten und welligen Verlauf, der demjenigen der Zahnbeinkanälchen des menschlichen Zahnes nicht ähnlich ist. Bei diesen setzt sich die Biegung innerhalb des Verlaufes der Kanäle aus der oberen und unteren Krümmung als ein lateinisches **S** zusammen. Die meisten Kanälchen beginnen hier schon in einiger Entfernung von der Basis sich zu zweiteilen, wie uns ein Blick auf Fig. 9 u. 10, Taf. XVIII bestätigen wird. Natürlich hängt mit dieser Teilung eine bedeutende Verringerung des Lumens des Stammkanales zusammen. Diese Seitenäste erster Ordnung, wie ich sie bezeichnen möchte, beginnen ebenfalls wieder Nebenäste zu treiben. Gewöhnlich ist dann an den Stellen, wo ein Seitenast sich findet, eine kleine Ausweitung im Lumen des Stammastes zu beobachten. In dieser Weise bildet sich eine zierliche und reiche Verzweigung und Verästelung von Dentinkanälchen, die wir gleichsam als eine monopodiale Ramifikation bezeichnen könnten. Solche baumartige Verästelung von Zahnbeinröhrchen ist in den verschiedensten Hartsubstanzgebilden der Plagiostomen von vielen Forschern beschrieben worden und für betreffende Bildungen geradezu charakteristisch. Aber auch bei andern Fischen, so z. B. bei den Ganoiden, ist eine analoge Verzweigung der Dentinkanälchen konstatiert worden, so hat WILLIAMSON (77) die Verästelung der Zahnbeinröhrchen in der Ganoidschuppe mit einem »entlaubten Baum« verglichen. Mit dieser Verzweigung der Dentinkanälchen ist nun aber eine konstante allmähliche Abnahme des Lumens der Röhrchen verbunden, so daß das Kaliber der Endstücke der Kanälchen nur sehr gering ist. Aus der Darstellung in Fig. 10, Taf. XVIII geht fernerhin hervor, daß die Verzweigung der Dentinröhrchen gewöhnlich unter spitzem Winkel, höchstens unter Winkel bis zu 60° stattfindet. Nur vereinzelt tritt eine Modifikation der Teilungsart der Kanälchen innerhalb derselben Dentinschicht auf, nämlich derart, daß die Änderung des Röhrchenkalibers mitunter plötzlich und nicht immer allmählich geschieht, und daß ferner die Abzweigung dieser Kanälchen oft mehr unter einem Winkel von 90° eintritt. Letztere Verzweigungsart beobachten wir gewöhnlich in der Randzone der Dentinschicht. In diesem peripheren Drittel der Zahnbeinschicht zur inneren Konkavität hin setzt überhaupt eine starke und zahlreiche Verästelung und Verzweigung der Dentinkanälchen ein. Diese nehmen in ihrem Lumen bedeutend ab; sie gehen aber mit ihren feinsten Endverzweigungen nicht direkt auf den äußeren Rand zu, wie auch aus Fig. 17, Taf. XIX zum Teil bei *s* noch zu ersehen ist, sondern biegen noch ganz beträchtlich seitlich um und bieten so der Dentinmatrix eine nicht unwesentliche Verzweigungsfläche und zugleich durch ihren protoplasmatischen Inhalt ein bedeutendes Ernährungsgebiet. Das plötzliche Umbiegen und Umknicken der feinen Endäste der Dentinröhrchen in eine Richtung hin, gibt im Gesamtbild Ähnlichkeit mit einem wogenden Ährenfeld. Es scheint auch beinahe, als ob ein besonderer Grund vorliege, woraus die einseitige Richtung im Umbiegen der Endverzweigungen resultiert. Gleichzeitig ist mit der reichen Verzweigung die Bildung zahlreicher Anastomosen gegeben, die in Gemeinschaft mit dem feinen Dentinröhrchengeäst ein zierliches Netzwerk bedingen. Die Anastomosen treten am zahlreichsten im äußeren peripheren Teile der Dentinmatrix auf, finden sich aber auch, wie aus Fig. 10, Taf. XVIII bei *A* ersichtlich ist, im mittleren Teile der Grundsubstanz. Im allgemeinen behalten sie ihr Kaliber gleichmäßig bei, doch am Übergang zu den partizipierenden Dentinröhrchen hin findet eine sichtbare Erweiterung des Lumens statt, wie uns ein Blick auf die Figur bestätigen wird. Meistens bemerken wir noch Anastomosenbildung zwischen zwei benachbarten Kanälchen, es kommen aber auch Fälle vor, wo die Anastomose ein bis zwei Zahnbeinröhrchen überschlägt und erst mit einem entfernteren Kanälchen in Kommunikation tritt; wie z. B. bei A_1 auf Fig. 10, Taf. XIX angedeutet ist. Ziehen wir nun die Anordnung und Zahl der Zahnbeinröhrchen, wie sie im vorliegenden Teile der Plagiostomenhartsubstanz vorliegt, in Parallele mit den Dentinkanälchen des menschlichen Zahnes, so ergibt sich die Tatsache, daß erstere nicht so zusammengedrängt und zahlreich vorhanden sind wie im Dentin der Zähne höherer Vertebraten, speziell des Menschen. Auf eine Erscheinung möchte ich ferner noch hinweisen, die sich bei beiden Hartsubstanzen im Prinzip vorfindet, nämlich auf die »Dentinsäulchen« HOEHLS (26), wie dieser Autor kompakte Dentinmassen, die sich zwischen größeren Gruppen von Dentinkanälchen finden, nennt. Auch das Zahnbein im vorliegenden Abschnitt des Basalteiles von *Selache maxima* zeigt größere Büschel oder Gruppen von Zahnbeinröhrchen, an welchen Stellen die Kanälchen in gedrängterer Masse zusammenstehen, während anderorts die Zahl der Dentinröhrchen sehr spärlich ist oder letztere kaum auftreten. Zwar so deutlich wie im Dentin des menschlichen Zahnes sehen wir die Zahnbeinkanälchen hier nicht zu Gruppen zusammengedrängt, doch eine Differenzierung in der Gruppierung derselben ist zu beobachten. Erwähnen möchte ich denn noch die Erklärung, die LEPKOWSKI (40) für diese Tatsache im Dentin des menschlichen Zahnes gibt. Er schreibt: »Es sind lauter Bilder ungleicher Verkalkung des Dentins, so daß man vermuten könnte, daß der Kalk sich zwischen die Kanälchen nicht gleichmäßig hineinschiebt und sie so zur Seite drängt.«

Nicht immer beginnt, wie vorhin geschildert, vom Grunde aus eine Teilung des Stammkanals; verschiedentlich kann man beobachten, wie einzelne Kanälchen, ohne sich zu verzweigen oder höchstens nur sehr minimal, bis zum Ende hinlaufen. Häufiger ist jedoch der Verlauf derart, daß die Kanäle an der Pulpa mit einem ziemlich breiten Stamm, siehe Fig. 10, Taf. XIX, beginnen, der zwar in der Länge sehr variieren kann und sich dann nachträglich teilt.

Mitunter wird nun noch der Versuch gemacht zwischen Teilungen und Verästelungen einen Unterschied zu eruieren. Erstere finden sich dann gewöhnlich im ersten, während letztere im zweiten und letzten Drittel der betreffenden Dentinmatrix vorhanden sein sollen. Ebenfalls wird dann noch die Erscheinung in Erwägung gezogen, daß bei den Teilungen die Kaliberstärke der Seitenäste hinsichtlich des Stammlumens bedeutend abnimmt, während bei den Verästelungen diese Tatsache sich nicht vorfindet. Letztere sollen noch besonders an den Stellen auftreten, wo vorher eine leichte seitliche Ausbiegung sich zeigt. Da sich diese Einteilung für meine Objekte nicht immer scharf durchführen ließ, so habe ich dieselbe fallen lassen.

Wenden wir uns jetzt zur histologischen Untersuchung des letzten Drittels der inneren Randpartie des vorliegenden Flächenschliffes. In diesem Abschnitt dürfte auch unser Objekt in mancher Beziehung für die Kenntnis der Hartsubstanzgebilde der Elasmobranchier im allgemeinen Beiträge liefern. Bei stärkerer Vergrößerung fällt zunächst auf, daß das Dentin nach außen hin von einem hellen, das Licht stark brechenden Saum begrenzt ist. Auf Fig. 9, Taf. XVIII finden wir diese Stelle bei *SD* angedeutet. Das Dentin selbst besitzt in seinem peripheren Randteil, auf der Figur bei *Pi*, zahlreiche hellere und dunklere braunschwarze Körner, die teilweise zu dichten Knäueln zusammengelagert, teilweise auch nur zu unregelmäßigen körnigen Anhäufungen gruppiert sind. Aus der Darstellung in der Fig. 10, Taf. XVIII geht hervor, daß dieses Pigment, für das wir die dunkeln Körner ansehen müssen, nicht so zahlreich in den übrigen Teilen der betreffenden Matrix vorhanden ist. Am konkaven Rande bildet das Pigment in der Grundsubstanz infolge der dichten Ansammlung einen besonderen Ring, den man als Pigmentzone bezeichnen dürfte, die auch insofern noch eine besondere Grenze bildet, als vor allem außerhalb dieser Pigmentzone die zahlreichen feinsten Dentinröhrchen und Anastomosen sich finden. Ferner tritt außerhalb dieser Zone die Erscheinung klar hervor, wie wir uns durch einen Blick auf Fig. 17, Taf. XIX überzeugen können, daß die Verlaufsrichtung der Kanälchen nicht immer senkrecht zur Peripherie gewendet ist, sondern innerhalb der Röhrchen stärkere Biegungen und Knickungen vorkommen. Die Kanälchen machen einen längeren Weg, zeigen Schwankungen in Lumenstärke und Größe und »stehen im Dienste der Vergrößerung der dentinerhaltenden Fläche«. Die Verlaufsrichtung der Pigmentkomplexe und schwärzlichen Körner ist senkrecht zur Richtung der Dentinkanälchen. Zwischen letzteren nur ist das Pigment abgelagert, im Lumen der Röhrchen habe ich keine Ansammlung von Pigmentkörnchen gefunden.

Turner (75) hat in den Pulpakanälen des Basalteiles zwar einen gelben oder gelbbraunen Inhalt beobachtet, er vermutet indes, daß dieser Bestandteil wahrscheinlich Rest des »membranigen Inhaltes« sei, der in kleine, unregelmäßige, körnige Stücke zerfiel, als der betreffende Abschnitt geschliffen wurde. Das Vorhandensein echten Pigments in den Reusen stellt er in Frage, innerhalb des Dentins zwischen den Dentinröhrchen hat er überhaupt keine derartige, wie vorliegende Beobachtung gemacht.

Schließlich erkennen wir noch außerhalb der Pigmentzone zum freien Außenrand hin einen feinkörnigen dunkeln Streifen, der auf

Fig. 17, Taf. XIX bei *KD* zur Darstellung gekommen ist. Er bildet gleichsam eine Grenzschicht zwischen dem Dentin und dem lichtbrechenden Außenrand. Letzteren will ich im Interesse einer einfacheren Darstellungsweise im voraus schon schmelzartige Deckschicht nennen, auf die feinere histologische Struktur derselben werde ich an einer andern Stelle noch zu sprechen kommen. Die in reicher Anzahl vorhandenen feinsten Pünktchen und Kreise verleihen dieser Grenzschicht einen körnigen Charakter. Sie sind nur bei homogener Immersion sichtbar und stellen sich dann als zahlreiche kleinste Hohlräume dar. Wie aus Fig. 17, Taf. XIX bei *KD* ersichtlich ist, liegen diese Hohlräume besonders dicht gedrängt unter dem hellen Außenrande (*SD* auf der Figur) und nehmen nach innen zur Pigmentzone hin an Zahl und gedrängter Anordnung allmählich ab. Gleichzeitig beobachten wir, daß diese körnige Schicht noch zum Dentin gehört, ich möchte sie daher als körnige Dentinschicht bezeichnen, die zugleich in ihren dunkel erscheinenden Hohlräumen eine scharfe Demarkationslinie zur hellen schmelzartigen Deckschicht gibt. Ein Analogon findet sich wohl in der Körnerschicht im Dentin des menschlichen Zahnes, wo sie J. TOMES als »granular layer« bezeichnet hat. Auf vorliegendem Schliff ist die körnige Dentinschicht etwas mehr als doppelt so breit wie die schmelzartige Deckschicht. Durch die alkoholische Fuchsinlösung werden die feinen Hohlräume der Schicht nicht imbibiert, sie sind vielmehr mit Luft gefüllt, daher erscheint ihr Inhalt unter dem Mikroskop geschwärzt. Daher beobachtet man infolge der sehr großen Anzahl der Hohlräume unter dem durchscheinenden Außenrand eine dunkle Zone. Auch O. HERTWIG (24) hat solche »kleine kugelige Räume« bei einigen Placoidschuppen in der homogenen Grundsubstanz an der Basis des Stachels gefunden. Nach diesem Forscher besitzen sie einen von der übrigen Masse verschiedenen unverkalkten Inhalt. LEPKOWSKI (40) führt das Vorhandensein der Körnerschicht und der Interglobularräume im Dentin des menschlichen Zahnes auf eine ungenügende Verkalkung des Zahnbeins zurück. Auf verschiedenen Schliffpräparaten durch menschliche Zähne ist die TOMESsche Körnerschicht stets vorhanden, die Interglobularräume kommen hingegen selten vor. Dieser Autor hält die betreffenden Hohlräume für erweiterte Kanälchen; er hat nämlich auf seinen Schliffen beobachtet, wie die Kanälchen in die Hohlräume eintreten und ineinander übergehen. An andern Stellen bemerkte er Räume, die nichts andres sind als zahlreich erweiterte und verästelte Kanälchen, er sagt »das Ganze hat das Aussehen von einer Vene, die sich in ihren Sinus ergießt«. So faßt er denn die Entstehung der »granular layer« im Dentin des menschlichen Zahnes mit folgenden Worten zusammen: »Ich halte die Hohlräume für erweiterte Kanälchen, deren trennende Wändchen zerstört wurden, so daß statt einzelner voneinander getrennter Buchten ein einziger Hohlraum entsteht, der auf trockenem Schliff mit Luft erfüllt ist.« Auf meinem Schliff durch den Wurzelteil der Reuse habe ich im Dentin keine größeren Hohlräume nach Art der Interglobularräume konstatieren können. Ich glaube nicht, daß auf meinem Präparat die Entstehung der Hohlräume in der körnigen Dentinschicht in Zusammenhang mit den Dentinkanälchen zu bringen ist. Denn die Anzahl der Hohlräume ist bei weitem bedeutend größer als die in dieser Zone vorhandenen feinsten Endausläufer der Dentinröhrchen. Ich möchte eher den Gedanken gelten lassen, daß die Existenz der körnigen Dentinschicht vielmehr durch eine ungleichmäßige Verkalkung der betreffenden Zahnbeinpartien bedingt sein könnte. Ferner habe ich auf gut gelungenen Injektionspräparaten feststellen können, daß zahlreiche feinste Endteile der Kanälchen durch die körnige Dentinschicht dringen und zum Teil in die schmelzartige Deckschicht hineingehen. Auf Fig. 17, Taf. XIX ist bei *E* eine solche Stelle angedeutet. Eine größere Anzahl Zahnbeinröhrchen endigt zwar in der körnigen Dentinschicht. Was nun schließlich noch die Form der Endstücke der einzelnen Dentinröhrchen anbetrifft, so sei bemerkt, daß sie in äußerst feine Spitzen auslaufen, deren Gestalt durch die vorzügliche Fuchsininjektion genau kenntlich wird. Knöpfchenförmige Endigungsweise, wie verschiedene Forscher den Endteil der zarten Dentinverzweigungen z. B. im Zahnbein des menschlichen Zahnes beschrieben haben, findet sich bei den Dentinkanälchen der vorliegenden Elasmobranchier-Hartsubstanz nicht vor.

Endlich finde nun die schmelzartige Deckschicht bezüglich der feineren histologischen Struktur ihre nähere Beschreibung. Ich erwähnte bereits, daß diese Schicht sich durch ihre starke Lichtbrechung vom Dentin scharf abhebt und dadurch schon charakterisiert ist.

In der histologischen Untersuchung der Selachier-Hartsubstanzen, speziell der Zähne, ist die Frage nach dem Vorhandensein eines echten Schmelzes und Schmelzorgans bei den Forschern eine vielumstrittene. Es ist daher an dieser Stelle wohl angebracht, über diesen Punkt einen kleinen Exkurs auf das historische Gebiet zu machen. Owen (48), der uns in seiner Odontography zuerst eine Zusammenstellung seiner umfassenden Untersuchung über die Plagiostomenzähne gegeben hat, stellt die Existenz eines echten Schmelzes in Abrede, da er das Schmelzorgan vermißt. Er bezeichnet die äußere Rindenschicht des Zahnes als Vitrodentin, das einen sehr harten, durchschimmernden, schmelzartigen Überzug bildet und feine Kanälchen besitzt. Spätere Forscher bestätigen die Angaben Owens. So erklärt Leydig (42) die Tatsache, daß der Rand des Zahnes heller und stärker lichtbrechend erscheint dadurch, daß die äußere Zahnschicht dünner sei als das übrige Dentin und daher einen andern optischen Effekt hervorrufe. Er hält die Zähne der niederen Vertebraten als für nichts andres als verkalkte Papillen. Kölliker (39) leugnet ebenfalls die Gegenwart eines echten Schmelzes, da er kein Schmelzorgan fand, wohl bestätigt er die Anwesenheit einer dichteren Lage von Elfenbein, das nur undeutlich den Besitz der Kanäle erkennen läßt. Gleichfalls hat Williamson (77) beobachtet, daß derjenige Teil der Placoidschuppe, der aus der Cutis herausragt, auf seiner Oberfläche eine dünne Lage einer glänzenden Substanz zeigt, die von dem Dentin durch keine besondere Grenzlinie geschieden ist. Er bezeichnet diese Substanz als »Ganoin«, den Ausdruck Schmelz findet er deswegen nicht passend, weil durch ihn gerade der prismatische Charakter der hellen Außenschicht auf dem Dentin der Säugetierzähne zum Ausdruck kommen soll. Jaeckel (32, 33) hält denjenigen Schmelz, in den die Zahnbeinröhrchen noch teilweise eindringen und der keine feste Grenze zum Dentin bildet, wie häufig bei den Selachierzähnen konstatiert ist, für die auf der niedrigsten Entwicklungsstufe stehende Form. Derartigem Schmelz gibt er den Namen »Placoinschmelz«. Röse (56, 57) endlich stellt den Satz auf: »Die Haifischzähne besitzen zwar ein Schmelzoberhäutchen, aber keinen Schmelz.« Die Zähne sollen sich ähnlich so verhalten wie die schmelzlosen Zähne der Edentaten; indes stellt hier, nach Röse, das Schmelzoberhäutchen den letzten Rest eines ehemals vorhandenen dickeren Schmelzes dar, während »das Schmelzoberhäutchen der Haifische als der erste Anfang einer Schmelzbildung überhaupt zu betrachten ist.«

Im Gegensatz zu diesen Beobachtungen nun hat O. Hertwig in seiner meisterhaften Arbeit: »Über Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier« nachgewiesen, daß sowohl in histologischer wie histogenetischer Beziehung die glänzende Außenschicht für echten Schmelz anzusehen ist. Er kam zu dem Resultat, daß der Schuppen- und Zahnschmelz von den drei Zahnsubstanzen Cement, Dentin und Schmelz zuerst entsteht, und zwar als ein Ausscheidungsprodukt von Zellen einer Schmelzmembran, die vom oberen Keimblatt abstammt. Aus der Basalmembran der Schmelzzellen wird das spätere Schmelzoberhäutchen. Später bestätigte Klaatsch ebenfalls die Befunde Hertwigs, daß der Schmelz am frühesten zur Bildung kommt. Er sieht in ihm »ein Secret der basalen Epidermiszellen«. Gleichfalls weist Jentsch (34) nach, daß der Schmelz der Selachierzähne, wie jeder andre Schmelz, einen epithelialen Ursprung hat. Bei den Zähnen von *Myliobatis aquila* hat Treuenfels (73) nicht minder eine Schmelzschicht festgestellt. Selbst bei den Flossenstacheln von *Acanthias* ist nach Markert (44) eine Schmelzlage vorhanden, die zwar keinen prismatischen Aufbau zeigt. Ebenso ist bei den Flossenstacheln von *Trygon* und *Acanthias* durch Ritter (54) konstatiert worden, daß die Oberflächenschicht des Hartsubstanzgebildes als Schmelz zu bezeichnen ist; obwohl sich keine »säulenförmige Anordnung« in der Außenschicht sichtbar macht, so zieht genannter Autor auf Grund der Untersuchungen des embryonalen Stachels den Schluß, »daß eine von der Basis der Epithelzellen, die hier dem inneren Schmelzepithel der höheren Zähne entsprechen würden, fortschreitende Umwandlung der Zelleiber die Grundlage des Prozesses bildet«.

Nach diesen historischen Bemerkungen kehren wir zur Feststellung der histologischen Struktur der schmelzartigen Deckschicht zurück. Unter dem Mikroskop fällt bereits bei schwacher Vergrößerung der starke, ungefärbt bleibende, lichtbrechende Rand sogleich in die Augen und besitzt so große Ähnlichkeit mit dem Schmelz der Selachierzähne. Makroskopisch erkannten wir schon, daß der ganze Reusenzahn und der größere Abschnitt des Basalteiles von einem hyalinen harten Mantel gleichsam bedeckt wird, der der ganzen Reuse den eigentümlichen hellen Glanz verleiht. Diese schmelzartige Deckschicht besitzt eine große Härte, sie läßt sich mit der Nadel kaum einritzen. Beim Schleifen treten verschiedentlich Risse und Sprünge auf, wie auch auf der Fig. 17, Taf. XIX bei *r* angedeutet ist, die auf die Sprödigkeit der obersten Schicht hinweisen. Auf dem mit Fuchsin behandelten Schliff kann man deutlich verfolgen, daß einzelne Zahnbeinröhrchen mit ihren feinsten Endverzweigungen in den hyalinen Außenrand hineingehen; auf Fig. 17, Taf. XIX ist diese Erscheinung bei *E* zur Anschauung gebracht. Diese Tatsache beobachtet man beim Schmelz der Plagiostomen-Hartsubstanzgebilde allgemein. So erklärt O. Hertwig (24), daß das Vorkommen von Dentinröhrchen in der Rindenschicht durchaus kein Grund sei, die Schmelznatur der betreffenden Schicht in Abrede zu stellen. Fernerhin hebt Klaatsch (35, 36) noch hervor, daß sich im Schmelz der Placoidorgane der Selachier die vorhin genannte Erscheinung sehr oft vorfindet. So führt er als Beispiel den Schmelz von *Pristis cuspidatus* an, der von zahlreichen Dentinkanälchen durchlaufen wird, die einander parallel gehen und dadurch große Ähnlichkeit mit dem Schmelz haben, wie ihn Schliffe von fossilen Haizähnen, z. B. *Hybodus*, zeigen. Bei verschiedenen Nage- und Beuteltieren hat Tomes gleichfalls das Eindringen von Zahnröhrchen in den Schmelz beobachtet. Endlich sei noch v. Ebner (12) erwähnt, der selbst im Schmelz des menschlichen Zahnes Fortsätze von Dentinkanälchen gesehen hat. Er bemerkt, daß auf geeigneten Schliffen sich stets Stellen finden lassen, wo ohne besondere Änderung des Lumens ein Zahnbeinröhrchen ein kurzes Stück in den Schmelz eindringt und sich manchmal noch gabelig teilt. Zwar lassen sich auf unserm Schliff die Fortsätze der Kanälchen in der Rindenschicht nur vereinzelt feststellen, sie hängen aber mit den eigentlichen Dentinröhrchen ununterbrochen zusammen, wie die Fuchsininjektion auf brauchbaren Schliffpräparaten vorzüglich zur Darstellung bringt; sie sind nicht für Spalträume innerhalb der Deckschicht anzusehen. Was nun endlich den Aufbau der schmelzartigen Rindenschicht anbetrifft, ob derselbe homogen ist oder aus einzelnen Strukturelementen sich zusammensetzt, so sei bemerkt, daß eine äußerst feine und zarte Faserung und Strichelung in der hyalinen Außenschicht deutlich sichtbar ist. Ein Blick auf Fig. 17, Taf. XIX läßt bei *SD* erkennen, daß die Streifung ziemlich dicht und die Richtung derselben senkrecht zum Außenrande orientiert ist. Die oberflächlichste Begrenzung der schmelzartigen Deckschicht scheint auf Schliffen als eine dichtere Lage (Schmelzoberhäutchen?) gegeben zu sein. Der ganze helle Außenrand erscheint als eine ziemlich gleichmäßige breite Zone, die wohl ebenso groß ist, wie die direkt darunter liegende dichtere Partie der körnigen Dentinschicht. Leider konnte ich auf meinen Präparaten nicht feststellen, wie die Bedeutung der Strichelung zu erklären ist, ob dieselbe durch reine Faserung bedingt ist, oder ob aus einer Zusammensetzung einzelner Prismen die Struktur der Deckschicht resultiert. Indes bringt O. Hertwig die Faserung im Schmelz der Elasmobranchierzähne mit den Schmelzprismen der Mammalierzähne in Zusammenhang, indem er schreibt: »Zwar können dieselben wegen ihrer großen Feinheit nicht ohne weiteres als den Schmelzprismen der Säugetiere entsprechende Strukturelemente aufgefaßt werden, dagegen erscheinen sie mit Teilen von Prismen, nämlich feinsten Fasern, gleichartig zu sein.«

Schließlich wollen wir noch das Verhalten der einzelnen Hartsubstanzen gegen Säuren genauer betrachten. Zunächst ließ ich konzentrierte Salzsäure auf einen Schliff einwirken. Hierbei konnte man beobachten, daß die schmelzartige Deckschicht sich vollständig auflöste und verschwand, während das Dentin im allgemeinen keine Veränderungen zeigte, nur vorhandene Kalksalze wurden gelöst. So konnte ich zeitweise ein schwaches Aufbrausen bemerken, das wohl mit der Bildung von Kohlensäure aus Kalk in Zusammenhang steht. Gleichfalls glaube ich einen schwach gezackten Rand gesehen zu haben, der die Grenze zwischen Dentin und schmelzartiger Deckschicht bilden dürfte und nur bei Auflösung der letzteren in etwas sichtbar wurde. Behandelt man anderseits die Rindenschicht mit einer durch Alkohol verdünnten Salzsäure, so löst sie sich nicht mehr auf, sondern verändert nur ihr Aussehen, und zwar insofern als sie undurchsichtig und grauweißlich erscheint; bei Zusatz von stärkerer Säure verschwindet die Trübung zunächst, und bei Konzentration tritt die Schicht wieder in Lösung über.

Über die Histogenese dieser dem Schmelz auffallend ähnlichen Deckschicht kann ich natürlich keine Angaben machen. Es ist mir nicht möglich, zu entscheiden, inwieweit eine Basalmembran und die Tätigkeit von Ameoblasten bei der Bildung hier von Bedeutung gewesen ist. Da nun gerade in diesem allgemein sehr strittigen Punkte bei der bestimmten Entscheidung über die Natur der Schicht die Genese derselben vor allem gewürdigt werden muß, so nehme ich davon Abstand, die Außenschicht der Reuse als Schmelz schlechthin zu bezeichnen. Jedoch die nahen Beziehungen und analogen Verhältnisse, die wir bei dieser Rindenschicht mit dem echten Schmelz gefunden haben, gestatten wohl die betreffende Schicht der Reuse als schmelzartige Deckschicht zu charakterisieren.

Zum Schluß dieser speziellen Betrachtung möchte ich noch auf eine neuere Arbeit von Charles S. Tomes (72) hinweisen, die vornehmlich die Untersuchung des Schmelzes der Elasmobranchierzähne zum Gegenstand hat. Genannter Forscher benutzte bei seinen Studien eine Sammlung von Serienschnitten, die sein Vater und er gesammelt haben; zudem bediente er sich zum Vergleich und für die feinere histologische Untersuchung zahlreichen frischen Materials. So kamen hauptsächlich die Zähne von *Lamna*, *Carcharias*, *Zygaena*, *Scymnus*, *Rhina squatina*, *Raja* u. a. bei seinen Studien in Betracht. Tomes stellt nun drei Merkmale fest, durch die sich die Rindenschicht der Selachierzähne vom echten Schmelz der Säugetierzähne unterscheidet:

1) Spuren (tracts) von Zahnbeingrundsubstanz dringen in den Schmelz ein.

2) Er zeigt eine mit der Oberfläche parallele Schichtung, so daß Querschnitte durch den Schmelz eine besondere Bandstruktur ergeben.

3) Die zwischen den einzelnen Schichten sich findenden Hohlräume anastomosieren mit den Dentinkanälchen.

Auf Grund des Vorhandenseins von Dentinkanälchen in dieser Schicht und der geringeren Härte als Schmelz sah Röse diese Schicht für Dentin an und bezeichnete sie als Vitrodentin. Tomes weist aber an verschiedenen Objekten nach, daß die äußere Schicht in vielen Punkten von Dentin wesentlich abweicht und sehr dem echten Schmelz ähnlich ist. Seine gewonnenen Resultate gibt er etwa mit folgenden Worten wieder:

1) Die Rindenschicht ist zwar nicht so hart wie Schmelz, doch übertrifft sie bei weitem die Härte und Glätte des Dentins.

2) Sie erscheint doppelt brechend im polarisierten Licht.

3) Säuren lösen die Schicht bis auf geringen Rückstand auf, während vom Dentin eine collagene Substanz bleibt, die Bau und Struktur des Gewebes behält.

4) Das Dentin fossiler Zähne wird braun, der Schmelz bleibt weiß. Die hier in Betracht kommende Schicht bleibt ebenfalls weiß.

5) Die Salze, die der Schicht die Härte geben, sind denen des Schmelzes ähnlich.

Tomes meint, die Rindenschicht sei ein Gewebe von zwiefachem Ursprung, nämlich Odontoblasten bilden die organische Grundsubstanz, während die Ameoblasten die Hauptsubstanz, die anorganische, liefern. Die Deckschicht der Plagiostomenzähne ist vom Dentin vollkommen verschieden, es liegt hier eine Übergangsform des Schmelzes vor, und nicht, wie Röse annimmt, Dentin.

Bevor wir nun die Struktur des Reusenzahnes näher betrachten, wollen wir zunächst noch auf die histologische Untersuchung des zelligen Polsters, das sich zwischen die Wurzelteile einschiebt, genauer eingehen. Dasselbe baut sich in der Hauptsache aus Bindegewebe, welches zugleich die gemeinschaftliche Basis für die einzelnen Basalteile bildet, und aus mehrschichtigem Epithel auf. Die Epithelzellen zeigen in den unteren Lagen konische oder birnförmige Gestalt, in deren bauchigem Teile der Kern beherbergt wird. Im allgemeinen entsprechen die Kerne in der Form der der Zelle und nehmen fast die Hälfte des Zelllumens ein. Sie besitzen ein ausgeprägtes Chromatingerüst und sind verhältnismäßig groß. Die obersten Zellen sind abgeplattet, so daß hier ein typisches Plattenepithel vorliegt. Zwischen den einzelnen Zellen findet sich mitunter Pigment, das sternförmig und verästelt erscheint. Pigmentzellen dagegen, in denen ein Kern zu konstatieren wäre, habe ich nirgends beobachtet. Schließlich finden wir noch vereinzelt modifizierte

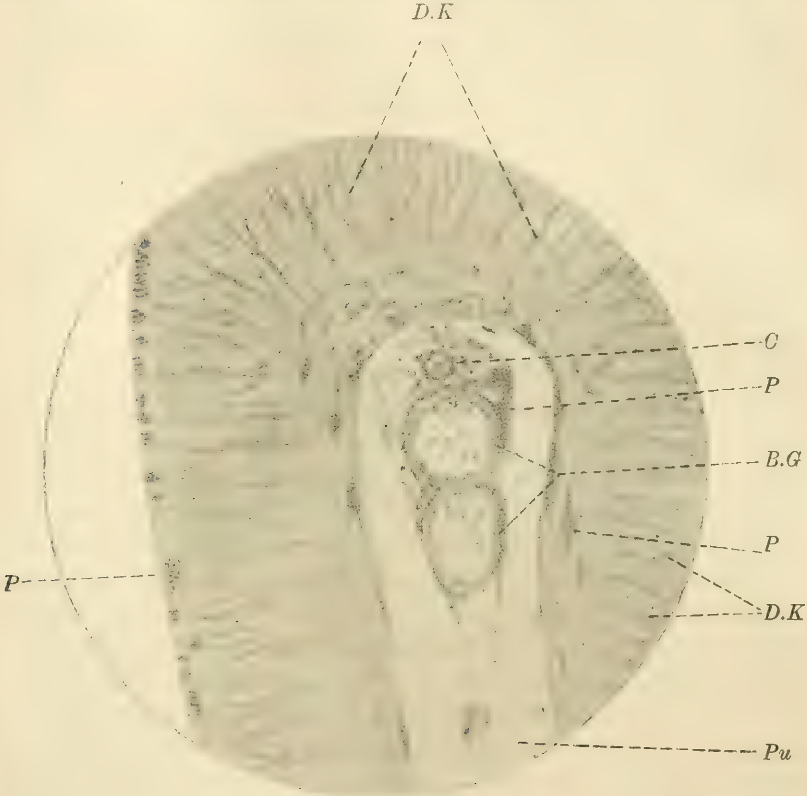
Epithelzellen vor, die nämlich auf spezielle Färbungen, wie Safranin und Pikrofuchsin, reagieren. Diese umgebildeten Elemente des Epithels sind Schleimzellen von beinahe kugeliger Gestalt, die häufig in der Epidermis der Selachierhaut anzutreffen sind, deren Vorhandensein besonders aber für die Teleostierhaut charakteristisch ist. In diesen Schleimzellen liegt der Kern oft seitlich der Wandung an oder erscheint auch im Protoplasma aufgehängt, so daß letzteres zuweilen in Fäden vom Kern ausgeht, die sich zu einem Netze vereinigen. Der untere Teil des Epithels bildet zahlreiche zapfenartige Einsenkungen, die in Fig. 16, Taf. XIX zwar nur teilweise bei *EZ* zur Darstellung gebracht sind, und die sich zwischen besondere Bildungen des Bindegewebes einschieben. Letztere stellen sich als lange, fadenförmige, einfache oder verzweigte Papillen dar, siehe *Pa* in Fig. 16, Taf. XIX, die tief in die Epithelschicht eindringen und so zwischen beiden Gewebsarten eine innige Verbindung vermitteln. Diejenigen Zellschichten des Epithels nun, die den papillenartigen Erhebungen des Bindegewebes aufliegen, verlieren ihre ursprüngliche birnförmige Gestalt, als Grenzzellen sind sie cylinderförmig gebaut und bilden so in ihrer Gesamtheit ein einschichtiges Cylinderepithel, das kappenartig die Papillen umzieht. Auf Schnitten, die aus dem Endteil der Rachenschleimhaut genommen sind, macht man die Beobachtung, daß die Epithelzapfen in keine Verbindung mit dem Bindegewebe treten und gleichsam in einen Hohlraum, zwischen den bindegewebigen Papillen, frei hineinragen. Indes treten die gleichartigen Epithelbildungen auf Schnitten, die aus breiteren, dem Kiemenbogen näher liegenden Schleimhautstücken angefertigt sind, dicht und fest an die auch hier seitlich vorhandenen Papillenverzweigungen des Bindegewebes heran und bilden so eine starke Gewebsverbindung. Natürlich ist dann auch auf der den Papillen anliegenden seitlichen Epithelschicht eine einschichtige cylinderförmige Zellenlage wahrzunehmen.

Ein vollständiges Bild von der Beziehung und Lagerung der Papillen und Epithelzapfen zu den Wurzelteilen ist in Textfig. 3, s. S. 455, wiedergegeben. Wir bemerken hier, daß das Epithel nur die obere Partie des Basalteiles umschließt, während dem unteren Abschnitt das Bindegewebe anliegt, das bei *B. Sch* angedeutet zu fadenförmigen, langen Papillen (*Pa*) auswächst und in die oberen Schichten des Epithels fingerartig fest eindringt. Auf Fig. 16, Taf. XIX erkennen wir noch, daß das kappenartig den unteren Abschnitt des Wurzelteiles eng umschließende Bindegewebe in wellenförmig sich hinziehenden Bündeln zu den benachbarten Basalteilen läuft. Ebenfalls bemerken wir in dieser

Figur bei *EZ* die Epithelzapfen und bei *Pa* die Papillen, die beide nur in ihren unteren Partien wiedergegeben sind. Die Papillen bestehen aus faserigem Bindegewebe mit zahlreichen Zellen und länglichen Kernen, die von dem oberen Teil der bindegewebigen Schleimhaut ihren Ursprung nehmen. Gleichzeitig sehen wir noch auf Fig. 16, Taf. XIX bei *Pi* ein schwärzliches feinkörniges Pigment, das von außen dem unteren Abschnitt des Wurzelteiles anliegt. Endlich enthalten die tiefer gelegenen Partien der bindegewebigen Schleimhaut noch zahlreiche elastische Fasern, die durch Färbung mit WEIGERTscher Flüssigkeit kenntlich wurden. Sie treten in verschiedener Dicke auf, zeigen zeitweise einen stark welligen Verlauf und legen sich oft zu Bündeln und netzartigen Gruppen zusammen. Auch nehmen wir auf den Schnitten noch eine große Anzahl von Muskelbündeln wahr, die, im Querschnitt getroffen, durch die Pikrofuchsinfärbung gelbliche Tinktion annehmen; zwischen letzteren beobachten wir ebenfalls viele elastische Fasern und verschiedentlich Bindegewebsbündel, so daß in diesem Abschnitt ein zugfestes starkes Gewebe vorliegt. Nirgends aber habe ich elastische Fasern an die Grundsubstanz des Wurzelteiles herantreten, noch viel weniger in diese übergehen sehen. Ferner durchziehen den bindegewebigen Anteil zahlreiche Gefäße, Arterien und Capillaren, die sowohl in Quer-, wie in Schräg- oder Längsschnitten angetroffen sind. Demnach besteht das Polster zwischen den Wurzelteilen der Reusen in der Hauptmasse aus Bindegewebe, das von einem mehrschichtigen Epithel überzogen ist. Den ersteren Anteil könnten wir seinem histologischen Aufbau nach in zwei Schichten zerfallen lassen, nämlich in das Stratum papillare, die oberflächliche papillentragende Schicht, und in eine tiefere Schicht, das Stratum reticulare. Im letzteren Abschnitt sind die Bindegewebsbündel bedeutend lockerer gelagert als im oberen Teile. Indes findet sich keine scharfe Trennung zwischen beiden Partien, sie gehen vielmehr allmählich ineinander über.

c. Struktur des Reusenzahnes.

Für die Untersuchung des Reusenzahnes kamen nur Quer- und Längsschnitte, die aus verschiedenen Regionen desselben hergestellt wurden, in Betracht. Ein Querschnitt aus der unteren Hälfte des Reusenzahnes gibt uns nun folgendes Bild. Wir erkennen zunächst, daß derselbe in der äußeren Form eine mehr spindel- oder birnförmige Gestalt zeigt. Das eine Ende ist breiter und besitzt eine allmähliche Abflachung, während der gegenüberliegende Abschnitt spitzer erscheint und schmäler zuläuft. Fast immer beobachten wir in diesem Teile des Reusenzahnes zwei »Zahnmarkhöhlen«, eine größere und eine kleinere, die im Centrum des betreffenden Hartsubstanzgebildes hintereinander gelegen sind. Gewöhnlich sind die beiden Dentinhohlräume durch eine breite Dentinmatrix voneinander getrennt. Der obere schmälere Teil des Querschnittes enthält mitunter auch ein oder zwei bedeutend kleinere Pulpakanäle, deren Inhalt bereits in Zerfall begriffen ist, so daß aus der kombinierten Hämalaun-Pikrofuchsinfärbung eine gelbe Tinktion desselben resultiert. Der die Pulpakanäle umgebende breite Hartsubstanzmantel (siehe Textfig. 4) wird von zahlreichen Dentinröhrchen durchzogen, die auch hier radiär zum freien Außenrand hinlaufen und besonders in der Randzone eine reiche baumartige Verästelung annehmen. Zwar laufen die Dentinkanälchen in diesem Reusenabschnitt nicht so zahlreich und dicht gedrängt parallel neben-



Textfig. 4.

P, Pigment; **B.G**, Blutgefäße; **C**, Capillare; **D.K**, Dentinkanälchen; **Pu**, Pulpa.

einander, wie in der der inneren Konkavität angehörenden Partie des Wurzelteiles, doch die für die Elasmobranchierzähne charakteristische exquisite baumartige Verästelung kommt hier nicht minder deutlich zum Vorschein. Vereinzelt treten auch hier wieder die Anfangsstücke der Kanälchen als Lücken in der Hartsubstanz auf, ohne eigne, sich dunkel färbende, Wandung zu besitzen. Derartige mehr oder weniger kürzere Spalträume beginnen sich aber bald dichotomisch zu teilen, und die die Kanälchen umgebende Grundsubstanz bildet dann deutlich erkennbare sog. Scheiden, die eine Auskleidung der Dentinröhrchen darstellen. Sie sind analog den NEUMANNschen Scheiden im Dentin des menschlichen Zahnes und im Knochen, und bestehen ihrem Aufbau nach aus einer Substanz, die, wie verschiedene Forscher behaupten, dem Keratin chemisch sehr nahe steht. Die Anwesenheit der Scheiden bedingt ein ungestörtes Verlaufen der weichen protoplasmatischen Odontoblastenfortsätze und das Bestehen eines regelmäßigen gleichweiten Lumens der Zahnbeinröhrchen. Durch die Hämatoxylin-Eosinfärbung läßt sich schon, wie schon früher erwähnt, die Existenz besonderer Grenzscheiden, die blau tingiert werden, nachweisen. Die intensive blaue Imbibition gestattet sicher den Schluß, daß die Wandungen der Kanälchen Kalk enthalten, wenn auch noch nicht festgelegt ist, ob letzterer in feinen Körnchen abgelagert ist oder sich direkt mit den Grenzscheiden verbindet. Da fernerhin Querschnitte durch den Reusenzahn günstige Objekte bilden, um den Nachweis für die tatsächliche Existenz von Grenzscheiden bei den Dentinröhrchen vorliegender Reusen zu führen, so seien an dieser Stelle die Methoden angeführt, die ich bei der Herstellung isolierter Dentinkanälchenwandungen in Anwendung brachte. Im allgemeinen stellt man auf zwei Weisen die Grenzscheiden dar. Man läßt entweder den Schnitt oder Schliff plötzlich zerreißen, wodurch an der Bruchstelle die Wandung der Röhrchen zum Vorschein gebracht wird. Die andre Methode empfiehlt Auflösen der Grundsubstanz mittels Säuren und Alkalien. Zunächst fand ich auf Querschnitten, die durch das Mikrotommesser verschiedene Bruchstellen erhalten haben, zahlreiche Dentinröhrchen an solchen Rissen isoliert hervortreten. Bei der zweiten Methode verfuhr ich nach den Angaben von ZACHARIADES (13). Die betreffenden Querschnitte wurden längere Zeit in einer gesättigten wässerigen Safraninlösung gefärbt. Eine vorhergehende Behandlung mit 1%iger Osmiumsäure unterließ ich, da es mir nicht auf Fixierung des Protoplasmanetzes ankam und solche auch nicht nach andern Autoren für die Fixierung unbedingt notwendig ist. Nachdem der Farbstoff ziemlich intensiv durchgedrungen ist, wird die überflüssige Lösung abgewaschen und der ganze Schnitt in 40%iger Kalilauge langsam und vorsichtig erwärmt, bis er sich nach eingetretener Schrumpfung wieder geglättet hat. Mit Fließpapier wird die überflüssige KOH entfernt und der Schnitt unter dem Mikroskop beobachtet. Bei gut gelungenen Objekten sieht man nun, wie die Zahnbeingrundsubstanz sich völlig aufgelöst hat und nur die rot gefärbte Wandung der Kanälchen und auch das feine Protoplasmanetz, falls Reste der Pulpa mit auf den Objektträger gekommen sind, übrig geblieben sind. Zwar konnte ich bei meinen Versuchen feststellen, daß die Farbe des Dentins immer heller wurde, und demnach eine allmähliche Auflösung der Grundsubstanz eintrat, während die Grenzscheiden von Anfang bis zum Schluß ihre intensiv rote Färbung gleichmäßig beibehielten. Leider habe ich aber keine vollständige Auflösung der Grundsubstanz erzielen können. Ohne Zweifel ist aber durch den Versuch der Beweis erbracht worden, daß die in vorliegenden Hartsubstanzgebilden auftretenden Zahnbeinröhrchen eigne Wandungen, sog. Grenzscheiden, besitzen.

Kommen wir nun zu Querschnitten, die aus dem mittleren Teile des Reusenzahnes genommen sind, so beobachten wir hier eine einfache Centralhöhle, die durch Verschmelzung der beiden in tieferen Partien sich findenden Pulpahöhlen entstanden sind. Die Bildung einer einzigen Cavität dürfte wohl damit zusammenhängen, daß die schlauchartig in den Reusenzahn aufsteigenden Zahnbeinhöhlen einen schwach geschlängelten Verlauf nehmen, so daß ihr Lumen sich immer näher kommt. Die zwischen beiden Cavitäten keilartig sich einschiebende Hartsubstanz wird immer schmäler und verschwindet schließlich gänzlich. Ferner sehen wir auf den Schnitten, daß der Reusenzahn ebenfalls zahlreiches Pigment enthält, wodurch das charakteristische braunschwarze Aussehen desselben bedingt ist. Dasselbe bemerken wir sowohl innerhalb der Pulpahöhle wie im Dentinmantel, siehe Fig. 12 und 13, Taf. XIX bei *Pi*, und Textfig. 4 (*P*). In der Hartsubstanz selbst liegt es ziemlich dicht im Randteil und bildet hier ebenfalls eine besondere Pigmentzone. Es liegt auch hier zwischen den Dentinkanälchen und verläuft senkrecht zur Richtung der letzteren. Gewöhnlich tritt es in Form feinerer oder gröberer Granula auf, die sich zu Komplexen zusammenlagern. Wir haben also gesehen, daß Pigment in allen Abschnitten der Reuse, sowohl im Wurzelteil wie im Reusenzahn, zwischen den Weichteilen der Pulpa als in der Hartsubstanz selbst, gewöhnlich als körnige Anhäufungen auftritt. TURNER (75) hat demnach durchaus unrecht, wenn er meint, daß »braune oder gelbliche

Teile in den Kanälen« nichts andres als Stücke des zerriebenen Inhaltes seien, und das Vorhandensein wirklichen Pigments bezweifelt. Im allgemeinen dürfte zwar wohl das Vorkommen von Pigment im Dentin eine Besonderheit sein; indes ist diese Tatsache im Zahnbein der Plagiostomen-Hartsubstanzgebilde verschiedentlich beobachtet worden. O. Hertwig (24) z. B. gibt in seiner Zeichnung der Placoidschuppe von *Scymnus lichia* die Pigmentanordnung netzförmig wieder. Ebenso kommt Hilgendorf (25) auf das Vorkommen von Pigment in den Selachierzähnen, speziell bei den Rostralzähnen von *Pristis*, zu sprechen. Er äußert sich nämlich darüber mit folgenden Worten: »Die Einstreuung eines schwarzen feinkörnigen Pigments an der dorsalen (belichteten) Seite des Zahnes ist ebenfalls für Dentin ungewöhnlich, wenn nicht überhaupt die einzige Ausnahme.« Ähnliche Befunde haben Ritter (54) und Markert (44) in den Flossenstacheln von *Acanthias* gemacht. Markert findet, »daß die Placoidschuppen von *Acanthias* in diesem Punkte sich nicht vom Flossenstachel unterscheiden; auch sie enthalten Pigment, und zwar nur an der unteren, d. h. der Haut zugekehrten Seite ihres Stachelteiles. Dasselbe ist stern- oder netzförmig angeordnet und liegt in der oberflächlichsten Dentinschicht, verhält sich also in diesen beiden Beziehungen ganz wie ein Flossenstachel.«

Was nun die Entstehung des Pigments, im allgemeinen betrachtet, anbetrifft, so stehen sich in diesem Punkte zwei Theorien gegenüber. Die Forscher, welche die eine Ansicht vertreten, behaupten, das Pigment wird auf exogenem Wege gebildet, während die andern bemerken, die Bildung des Pigments geschieht in endogener oder autochthoner Weise. Erstere Theorie bringt die Pigmentbildung in eine mehr oder weniger direkte Beziehung zum Blut. Irgendwelche Derivate des Blutfarbstoffes sollen bei der Pigmentbildung in Betracht kommen, daher auch die gleichbedeutende Bezeichnung hämatogener Ursprung des Pigments. Dagegen stützt sich die Theorie von der autochthonen oder endogenen Entwicklung des Pigments auf die sog. metabolische Tätigkeit der Kerne oder des Protoplasmas der Zellen. So ist die Ansicht ausgesprochen, daß eine Kernsubstanz, das Chromatin, oder ein diesem chemisch sehr verwandter Körper die Grundlage für die Pigmentbildung sein kann. Rosenstadt (55), der die hämatogene Bildung des Pigments nicht annimmt, behauptet, daß die Zellen selbst fähig sind, Pigment zu bilden; er resümiert folgenden Satz: »Die Epidermiszellen ebenso wie die Bindegewebszellen vermögen selbständig Pigment zu bilden.« Auf meinen Präparaten habe ich innerhalb der Blutgefäße keine Pigmentkörnchen gefunden und auch keine Erscheinung von Degeneration an den Blutkörperchen selbst beobachten können. Hingegen bemerkte ich nur zahlreiches Pigment innerhalb der Pulpazellen, die aus einer großen Zahl zum Teil modifizierter Bindegewebszellen hervorgegangen sind. Hier sah ich verschiedentlich mehrere in Zerfall begriffene Zellen, vor allem verschiedene Kernformen, so daß die Annahme eher berechtigt erscheint, daß das Pigment in den Reusen von *Selache maxima* aus Bindegewebszellen herrührt und nicht als ein Derivat der Blutgefäße zu betrachten ist. An einer früheren Stelle erwähnte ich schon, daß sich mitunter noch ziemlich kleine, ein oder zwei Kanäle, im schmäleren Abschnitte des Reusenquerschnittes vorfinden, die mit der eigentlichen Pulpahöhle nicht mehr verbunden sind. Sie enthalten kein Blutgefäß in ihrer Cavität, wie bei *RP* auf Fig. 15, Taf. XIX zu beobachten ist. Innerhalb dieser kleineren Kanäle bemerkt man ebenfalls fertig gebildetes Pigment und auch zahlreiche größere dunklere Punkte, die noch deutlich als degenerierte Zellkerne zu erkennen sind.

Schließlich möchte ich eine Erscheinung nicht unerwähnt lassen, die man auf verschiedenen Querschnitten durch den Reusenzahn am äußeren Rande wahrnehmen kann. Auf vorsichtig entkalkten Schnitten macht man nämlich die Beobachtung, daß der schmale äußere Rand keinen Farbstoff aufnimmt, sondern transparent und lichtbrechend erscheint, während die übrige Matrix durch spezielle Färbung imbibiert wird. Diese ungefärbte durchscheinende Zone ist nun identisch mit der schmelzartigen Deckschicht, deren Struktur wir auf Schliffen bereits kennen gelernt haben. Gleichzeitig dürfte dieses abweichende Verhalten der Schicht der Hämatoxylin-Eosinfärbung gegenüber, ein ferneres Merkmal für die verschieden chemische Zusammensetzung der beiden Substanzen sein.

Das Pulpagewebe selbst war nur auf den Querschnitten aus den mittelgroßen Reusen vollständig. Die aus den längsten und ausgewachsenen Reusen angefertigten Schnitte enthalten ein Pulpagewebe, das nur noch wenige Zellen besitzt, hingegen ein dichtes schwärzliches Pigment, wie uns ein Blick auf Textfig. 4 bestätigen wird. Im allgemeinen finden wir aber in der Pulpa ein zellen- und pigmentreiches Gewebe (siehe Fig. 12, 13, 14, Taf. XIX), das von mehreren größeren und kleineren Gefäßen durchzogen wird. Mitunter beobachtet man, daß die Oberfläche der Pulpamasse sich von dem umgebenden Dentinmantel infolge eingetretener Schrumpfung gelöst hat. Die Zellen haben in diesem Reusenabschnitt mehr runde oder durch den gegenseitigen Druck eine unregelmäßige, zum Teil polyedrische Gestalt angenommen. Sie besitzen einen verhältnismäßig großen Protoplasmaleib, der durch die Pikrofuchsintinktion schön gelb gefärbt ist und körnige Struktur zeigt. Den Kern beherbergt die Zelle gewöhnlich in der Mitte ihres Lumens; er hat die entsprechende Form der Zelle, meistens von runder und regelmäßiger Gestalt, nimmt er gewöhnlich ein Drittel der Zellgröße ein. Ferner besitzt er ein bis zwei Nucleolen, die sich scharf tingieren. In der Nähe der Blutgefäße treffen wir mitunter größere, länglichovale Kerne an, die ein zierliches Chromatingerüst aufweisen. Vereinzelt finden sich noch schmale und längliche typische Bindegewebszellkerne. Endlich beobachtet man zuweilen im unteren Teile der Pulpahöhle modifizierte Bindegewebszellen in der Form von Fettzellen. Größer als die eigentlichen Bindegewebszellen, lassen sie einen hellen und glänzenden Inhalt erkennen, dessen einzelne Fettgranula mitunter deutlich sichtbar waren; der Kern lag gewöhnlich seitlich der Wandung an. Nicht minder ist ferner durch die chemische Untersuchung das Vorkommen von ätherlöslichen Stoffen, Fetten usw., bewiesen worden.

Auch in vorliegenden Querschnitten durch den Reusenzahn haben wir keine besondere Lage von Odontoblasten, die dem Pulpagewebe aufliegen, wahrnehmen können. Sie liegen zerstreut und finden sich nur vereinzelt der Lage und dem Ursprung der Dentinkanälchen entsprechend. Sie zeigen keine cylindrische Form und differenzieren sich nicht in der Gestalt des Zelleibes und seiner Struktur von den übrigen Pulpazellen. Sie entsenden hingegen feine kernlose, protoplasmatische Fortsätze in die Dentinkanälchen. Auf Fig. 12, Taf. XIX ist bei *k* noch eine Stelle angegeben, wo der Kern im Anfangsteil eines Zahnbeinröhrchens liegt, während das Protoplasma bereits resorbiert ist. Die größeren Gefäße, die gewöhnlich in der Zweizahl in der Reusencavität sich vorfinden, liegen immer in der Mitte des Gewebes hintereinander (siehe Textfig. 4). Sie sind von einer verhältnismäßig starken Wandung umschlossen, die aus drei Lagen besteht. Nach innen liegt das Endothel, dessen Kerne länglich und plattgedrückt sind, dann folgt die elastische Haut und schließlich die Tunica muscularis, die Muskelschicht, die besonders breit ist, und deren längliche Kerne, circulär gelagert, auf Längsschnitten durch die Reusen, speziell durch die Gefäße, deutlich zu erkennen sind. Diese Arterien, für welche wir die beschriebenen Gefäße ansehen müssen, sind mit zahlreichen kernhaltigen Blutzellen dicht gefüllt. Sie sind im allgemeinen von großer runder Gestalt; nur zuweilen durch den gegenseitigen Druck ein wenig abgeplattet, zeigen sie dann scharf begrenzte Form. In ihrem rundlichen Kern wird ebenfalls ein zierliches Chromatingerüst sichtbar. Neben diesen größeren lagern noch im Pulpengewebe bedeutend kleinere

Gefäße, wie bei *C* auf Textfig. 4 und Fig. 12, Taf. XIX wiedergegeben ist. Es sind Capillaren, die nur wenige Blutkörperchen enthalten; ihre Gefäßwand ist bedeutend vereinfacht; so kann die Ringmuskelschicht vollkommen verschwinden. Schließlich beobachten wir noch zeitweise im Pulpagewebe Venen, die gewöhnlich im Querschnitt als klaffende Räume in der »Zahnmark«höhle erscheinen. Die muskulösen Elemente sind bei ihnen nur sehr gering ausgebildet. Elastische Fasern sind im Pulpagewebe des Reusenzahnes nicht vorhanden.

Ganz besonderes Interesse erregen noch Strukturelemente, die unterhalb der Arterien innerhalb des Pulpagewebes auf Schnitten sich vorfinden, wie auf Fig. 12, Taf. XIX zu sehen ist. Sie nehmen nämlich Anteil an einem sekundären Aufbau des Hartsubstanzgebildes, welche Erscheinung besonders bei den Elasmobranchiern auftritt. Zugleich läßt sich dieser bisher kaum näher beschriebene Vorgang an dem vorliegenden Material deutlich verfolgen, und dürfte damit ein Beitrag geliefert werden zur näheren Kenntnis der Dentinbildung in den Hartsubstanzgebilden der Selachier im allgemeinen.

Was die Zahnbeinbildung im allgemeinen anbetrifft, so gipfelt dieselbe nach v. Ebner (12) in zwei Theorien, nämlich einerseits in dem Secretionsprozeß, d. h. das Dentin entsteht durch Ausscheidung der Odontoblasten (Kölliker, Hertz, Kollmann u. a.) und anderseits in dem Umwandlungsprozeß, d. h. Odontoblasten bilden sich direkt in Grundsubstanz um (Waldeyer, Benda, Ch. Tomes u. a.). Nach v. Ebner findet die Zahnbeinentwicklung in folgender Weise statt: »Die äußeren protoplasmatischen Enden der Odontoblasten wandeln sich zunächst in eine fast homogen aussehende Masse um, welche mit der von den Nachbarzellen gelieferten zu einer gemeinsam membranartigen Schicht zusammenfließt (Membrana praeformativa). So entsteht eine oberflächlich homogene unverkalkte Zahnbeinanlage. Hierauf geht die Umwandlung des Protoplasmas der Odontoblasten so vor sich, daß nunmehr die peripheren Teile des Protoplasmas zu einer gleichmäßigen Grundsubstanz zusammenfließen, während die centralen Teile als Zahnfasern, bzw. Odontoblastenfortsätze, erhalten bleiben. In der zusammengeflossenen Masse (Grundsubstanz) treten dann erst noch weitere Differenzierungen auf, und zwar zunächst leimgebende Fibrillen, wie daraus geschlossen werden kann, daß das unverkalkte Zahnbein sofort doppelbrechend ist, während dies an der Membrana praeformativa noch nicht der Fall ist. — Dann folgt die Verkalkung.« — Demgegenüber kommt nun v. Korff (37, 38) in seinen neuesten Untersuchungen zu dem Resultat, daß der Waldeyersche Odontoblast nicht allein Bedeutung bei der Dentinbildung hat, sondern daß gerade auch in den Zähnen der höheren Vertebraten die Bildung der Zahnbeingrundsubstanz nicht von den Elfenbeinzellen, sondern von den Fibrillen der Zahnpulpa ausgeht. Die Odontoblasten liefern nur das System der Dentinröhrchen mittels der Zahnbeinfaser, während die leimgebenden Fibrillen der Zahnpulpa die fibrilläre Grundsubstanz des Dentins geben.

Die Dentinbildung in den Hautzähnen der Selachier hat nun zuerst LEYDIG (42) S. 82 genauer untersucht. Er fand an der Oberfläche einer Pulpa, die er aus dem Stachel einer *Raja clavata* herausgenommen hatte, kugelige Kalkkörper, die vereinzelt oder zu mehreren zusammenliegen konnten. Die zwischen den Kalkkörpern bestehenden Lücken treten mit den bereits vorhandenen verästelten Hohlräumen in Kommunikation und bringen so das Kanälchennetz zustande. HERTWIG (24) hat die Dentinbildung in den Plagiostomenhautzähnen in seiner Arbeit nicht näher berührt und kommt auch nicht auf die von LEYDIG gemachte Beobachtung zu sprechen. Er erwähnt nur, daß von ihm keine »gegen die Ausscheidungstheorie sprechenden Beobachtungen gemacht wurden, wohl aber solche, welche wie die Schichtungsstreifen im Dentin sich mit der Umwandlungstheorie schwer vereinbaren lassen«. Erst BENDA (2) nimmt diesen Punkt wieder auf in seiner Arbeit, »Die Dentinbildung in den Hautzähnen der Selachier«. Als Untersuchungsobjekt diente ihm der Schwanzstachel von *Trygon* und der Flossenstachel von *Spinax acanthias*. Das Resultat seiner Forschungen faßt er kurz mit folgenden Worten zusammen: »Die Grundlage der Dentinbildung liegt in der Metamorphose der Odontoblastenkerne. Das gleichzeitige Verhalten des Odontoblastenprotoplasma und die vorbereitenden Vorgänge in der Matrix bedingen Differenzierungen in der Dentinform und dem Bau des Organs.« Hingegen hat JENTSCH (34) in seinen Untersuchungen über Selachierzähne keine Anhaltspunkte gefunden, die für eine Auffassung im Sinne BENDAS sprächen. Ebenfalls weist RITTER (54), der die Angaben BENDAS nachzuprüfen hatte und zu diesem Zweck von dem betreffenden Forscher geeignete Präparate erhielt, darauf hin, daß BENDA »in seinen Schlüssen überhaupt weiter gegangen war als andre, auch fernerhin sich überzeugt hatte, daß seine Angaben für die höheren Wirbeltierzähne nicht haltbar sind«.

Kommen wir nun nach diesen historischen Vorbemerkungen auf unser Querschnittsbild, speziell auf den Vorgang der sekundären Bildung der Hartsubstanz bei vorliegenden Reusen zurück. An der Hand der Figur wollen wir die Erscheinung zu erläutern suchen. Auf Fig. 12, Taf. XIX bemerken wir unmittelbar unter der Arterie im seitlichen bauchigen Teile der Pulpa, mitten im Gewebe, zahlreiche homogene Körper, die durch die kombinierte Hämalaun-Eosinfärbung hellrot tingiert sind. In Gestalt und Größe differieren diese Bildungen sehr; so sehen wir, daß dieselben bald in runder, länglicher und eckiger Form erscheinen und von kleineren Kreisen bis zu großen Kugeln die verschiedensten Variationen zeigen. Die einzelnen Körper stoßen nicht aneinander, sondern zwischen ihnen ist ein feinkörniges Pigment abgelagert, das in der Figur auch zum Ausdruck kommt. Endlich erkennen wir noch ein feinfaseriges Stroma, das, zwar nur bei stärkster homogener Immersion sichtbar, die Basis für die gesamte Bildung gibt. Genannte Bildungen, die sich durch die Cavität des Reusenzahnes hinziehen, sind als Bindegewebsbündel zu deuten, die aus Fibrillen sich aufgebaut haben.

Führen wir nun Schnitte durch bereits weiter entwickelte Reusen, so beobachten wir ein Bild, das in Fig. 13, Taf. XIX wiedergegeben ist. Hier finden wir die Bündel schon zu einem kompakten Ganzen zusammengelagert und auf Querschnitten sog. »Platten« darstellend. Oft besitzen letztere dieselbe Größe wie die benachbarten Arterien. Das Pigment, welches zwischen den einzelnen Bündeln lag, wird zuweilen mit in die Platte eingeschlossen. Gleichzeitig sind auf der Platte (siehe *B.P* in Fig. 13, Taf. XIX) noch sehr zarte und schwache Linien sichtbar, die die Konturen der einzelnen Bündel andeuten. Das ganze Gebilde hat bereits an der starken Verkalkung der Reuse teilgenommen und zeigt nämlich beinahe denselben Farbenton wie die Hartsubstanz der Reuse selbst. Auch enthält derselbe Schnitt, wie die Figur bei *Bi.B* andeutet, noch Bindegewebsbündel zwischen Arterie und Platte (*B.P*), die noch nicht zu kompakten Körpern vereinigt sind. Diese Bindegewebsplatten liegen nun niemals an der Wandung der Arterien oder stehen sonstwie mit den Blutgefäßen in Kommunikation. Sie sind fast immer in der Mitte des betreffenden Pulpagewebes gelagert und werden vollständig von Pigment und Zellen umschlossen. Die anliegenden Zellen modifizieren sich dann zu Odontoblasten, indem sie zarte protoplasmatische Fortsätze in die Platten hineinsenden. Letztere werden vermutlich in die Reste des feinfaserigen Stromas, das auf den Platten noch durch schwache Umgrenzung angedeutet ist, wohl zuerst hineingeschickt. Jedenfalls dürfte betreffendes Gewebe eine günstige Basis für die Bildung der Dentinkanälchen sein. In der Tat kann man auf einzelnen Platten eine schwache Andeutung von Dentinkanälchen sehen, so beobachtet man selbst nach kurzer Strecke eine Teilung derselben, jedoch heben sie sich noch nicht von der übrigen neugebildeten

Hartsubstanz durch eine dunkel gefärbte Wandung ab. Auf weiteren Stadien sieht man, wie die »Platte« sich innig an die Hartsubstanz des Reusenzahnes anlegt und an der Berührungsstelle schließlich vollständig in den Dentinmantel übergeht. Die Vereinigungsstelle ist zwar an derartigen Stellen schmal, während der übrige Teil der Bindegewebsplatte, die nun Dentin vorstellt, in stärkerer Breite halbinselartig hervorragt, wie Fig. 14, Taf. XIX veranschaulicht. Das Pigment ist gleichsam von der Platte vorgeschoben und eingeschlossen, so daß es sich jetzt mitten in der Matrix der Verbindungsbrücke vorfindet, während die Zellen, die die Platte innerhalb des Pulpagewebes umgeben haben, beiseite gedrängt sind, nirgends habe ich wenigstens die Beobachtung gemacht, daß Pulpazellen mit in die Grundsubstanz eingeschlossen worden sind.

In Fig. 15, Taf. XIX wird nun endlich ein Schnitt dargestellt, auf dem die Platte vollständig in dem primären Dentinmantel liegt, so daß kaum eine Differenzierung gegen letzteren vorhanden ist. Der Vorgang ist nämlich in der Weise, daß die Platte sich vollständig in den schmäleren Teil der Pulpahöhle eingeschoben hat und in gleicher Höhe mit dem inneren Rande der Pulpa orientiert ist, ohne halbinselartig hervorzuragen. Diese sekundären Hartsubstanzbildungen, für welche wir die Platten ansehen müssen, sind gewöhnlich durch hellere Färbung gegenüber dem primären Dentin und durch ihr homogenes Aussehen leicht kenntlich, wie in den verschiedenen Fig. 13, 14, 15, Taf. XIX auch deutlich zum Ausdruck gekommen ist. Gleichzeitig erkennen wir wieder auf dem letzten Stadium, daß ein Teil des Pigments der Pulpahöhle von der Platte vorgeschoben und schließlich in die eigentliche Grundsubstanz übergegangen ist, wie besonders scharf am Rande der betreffenden Platte auf Fig. 15, Taf. XIX kenntlich ist. Diese Tatsache dürfte zum Teil eine Erklärung in sich enthalten, auf welche Weise das Pigment eigentlich in die Grundsubstanz hineinkommt. Ferner ist bei *RP* in Fig. 15, Taf. XIX noch eine kleinere Cavität mit einigen Zellen und zahlreichem Pigment zu beobachten, die den äußersten spitzeren Abschnitt der Pulpahöhle als Restpulpa darstellt und von der runden Platte nicht vollständig ausgefüllt werden konnte. Sollte der Inhalt der betreffenden Stelle sich schließlich degenerieren und die Zellen eine Pigmentbildung beginnen, so dürfte durch letztere im allgemeinen seltenere Erscheinung des Lostrennens von Pulpateilen vielleicht ebenfalls eine Erklärung für die Bildung von Pigment innerhalb der Hartsubstanz gegeben sein. Endlich bemerken wir in diesem Stadium auf der Platte schon recht scharf die erste Anlage von Dentinkanälchen. Innerhalb der bedeutend helleren Hartsubstanz lassen sich bereits Verzweigungen der Röhrchen, wie uns ein Blick auf Fig. 15, Taf. XIX bestätigt, etwas verfolgen. Eine eigne Wandung läßt sich zwar noch nicht bei ihnen feststellen. Gleichzeitig sehen wir dem oberen Teile der Platte mehrere Zellen anliegen, die ihre Tätigkeit als Odontoblasten beginnen, d. h. sie schicken weiche, kernlose protoplasmatische Fortsätze in die zur Hartsubstanz umgebildete Bindegewebsplatte hinein. Die Bedeutung der Anlagerung dieser sekundären Bildungen an das primäre Dentin liegt nun darin, daß die in verschiedenen Partien der Reuse sehr unregelmäßig gestaltete Pulpa eine regelmäßige Form annimmt. Die Pulpahöhle, selbst besonders die des Reusenzahnes, wird durch vorliegende Erscheinung bis auf ein bestimmtes Lumen reduziert (siehe Fig. 15, Taf. XIX). Die primäre Hartsubstanz wird durch den sekundären Zuwachs bedeutend mächtiger und breiter.

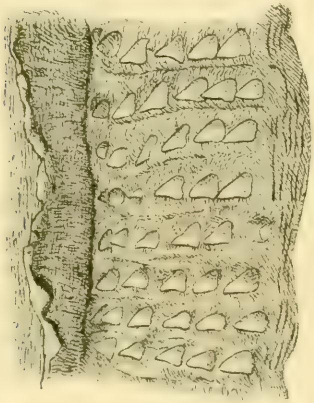
Führen wir nun Tangentialschnitte durch den Reusenzahn, so tritt uns das in Fig. 11, Taf. XVIII wiedergegebene Bild entgegen. Wir erkennen zunächst die Dentinkanälchen im Querschnitt bei *DK* als kleine Kreise, während die Nebenkanälchen, gewöhnlich schräg angeschnitten, sich bei DK_1 als länglichovale Räume darstellen. Ferner beobachten wir bei sämtlichen Zahnbeinröhrchen auch in ihren Querschnitten die eigne Wandung (*W* in der Figur), die sich auf den vorliegenden Schnitten als tiefblaue Linien von dem hellroten Dentin abheben. Auf Tangentialschnitten durch die obersten Schichten des Reusenzahnes tritt das Pigment in feinkörnigen netzförmigen Komplexen entgegen. Besonders sind die auf diesen Schnitten ringförmig erscheinenden Dentinkanälchen dicht von Pigment umlagert, wie uns ein Blick auf Fig. 11, Taf. XVIII bestätigt. Indes findet man nirgends eine Andeutung, die dasselbe innerhalb der Cavität der Dentinröhrchen vermuten läßt. Auf Längsschnitten durch das Pulpagewebe konnte man besonders deutlich die breite Ringmuskelschicht der Arterien, ihre Fasern und Kerne erkennen.

Aus der äußersten weißlichen Spitze des Reusenzahnes wurden natürlich der geringen Größe wegen keine Schnitte angefertigt, sondern dieselbe in toto untersucht. Die Kanälchen dieser Partie wurden dadurch sichtbar, daß die in ihnen enthaltene Luft mit dem ganzen Präparat in Kanadabalsam eingeschlossen wurde. Bereits bei schwacher Vergrößerung beobachten wir nun, daß die helle durchscheinende Reusenspitze durch das Fehlen des Pigments bedingt ist. Die Pulpahöhle selbst endigt unterhalb dieser weißlichen Partie in einer schwachen Rundung, von der zahlreiche Kanälchen in die Hartsubstanz ausgehen.

Sie stehen dicht nebeneinander in verhältnismäßig großer Anzahl und dringen so in die äußere Spitze des Reusenzahnes ein. Für letzteren Abschnitt dürfte neben dem Fehlen des Pigments gerade die ausgesprochene büschelartige Gruppierung der Dentinröhrchen charakteristisch sein, während seitlich von der Pulpahöhle nur wenige Zahnbeinkanälchen mit ihren Verzweigungen ihren Ausgang nehmen.

d. Struktur der Kieferzähne.

Zum Vergleich der in vorstehenden Kapiteln gewonnenen Befunde über den histologischen Aufbau der Reuse wurden noch verschiedene Schnitte durch Zähne von *Selache maxima* angefertigt. Letztere stammten aus dem Unterkiefer des Riesenhais, wo sie die für Selachierzähne typische Anordnung in Reihen zeigen. Aus Textfig. 5 ersehen wir, daß dieselben gewöhnlich in sechs bis sieben Reihen gestellt sind. Der untere Teil des Zahnes steckt im Integument des Kiefers, während der helle obere Abschnitt frei herausragt. Letztere Partie ist in ein und dieselbe Richtung orientiert und etwas gebogen. In der äußeren Form können die Plagiostomenzähne die größte Formenfülle annehmen; es finden sich bald pflasterartige und kleine, oder zugespitzte und kegelförmige, dreieckige mit gezähnten Seitenrändern und andre mehr. Die Odontographien von Owen (48) und Giebel (19) enthalten eine treffliche Zusammenstellung über die in so variierender Gestalt auftretenden Zähne der Elasmobranchier, und möchte ich auf die sich dort findenden Kapitel hinweisen.



Textfig. 5.

Der äußeren Form nach zerfällt jeder Zahn in einen basalen Abschnitt und einen Spitzenteil. Ersterer ist sockelartig verbreitert und von schmutzig grauer Farbe; er ruht in der bindegewebigen Schleimhaut des Kiefers und besitzt zahlreiche Perforationen, die, bereits bei schwacher Lupenvergrößerung sichtbar, den sockelartigen Abschnitt in ganzer Ausdehnung ausfüllen, wie in Fig. 8, Taf. XVIII bei *B.S* zu erkennen ist. Diese Öffnungen dienen zum Durchtritt bindegewebiger Elemente und Blutgefäße in den Zahn und bedingen so gleichzeitig eine feste Verbindung zwischen Zahn und Integument. Im allgemeinen zeigt der

Basalsockel eine runde Begrenzung; aus seiner Mitte erhebt sich der Spitzenteil und gibt so eine scharfe Abgrenzung von dem unteren Abschnitt. Der obere Teil des Zahnes läuft konisch zu und endigt in einer scharfen Spitze, etwas an der oberen und unteren Fläche abgeplattet, wie aus der in vierfacher Vergrößerung und seitlicher Ansicht dargestellten Fig. 8, Taf. XVIII sichtbar wird. Auszackungen oder gesägte Seitenränder sind nicht vorhanden, die Oberfläche des Spitzenteiles ist vollkommen glatt. Er ist von einer weißen, hellglänzenden Farbe, die vor allem in dem äußersten Ende an Intensität zunimmt. Die Größenverhältnisse des Zahnes finden in folgenden Zahlen ihren Ausdruck. Die Breite des Basalsockels beträgt 5 mm, die Höhe desselben 2,5 mm und seine Dicke 3,5 mm. Die Länge des Spitzenteiles ist 4,5 mm, die Breite an seinem basalen Ende 4 mm und an der äußersten Spitze 2 mm; die Dicke, für dieselben Stellen gemessen, geht von 3 mm auf 1 mm an der Spitze zurück.

Zur Erkennung der Strukturverhältnisse wurden zunächst Schliffe durch den Zahn angefertigt, der durch Kochen in 15%iger Kalilauge oder durch Maceration von den Weichteilen befreit war. Bei diesem Vorgang zerfiel der Basalsockel infolge seines lockeren Aufbaues vollständig, während sich durch den oberen härteren Abschnitt des Spitzenteiles brauchbare Schliffe herstellen ließen. Behufs Anfertigung von Serienschnitten wurden die Zähne zuerst in schwefliger Säure und Ebnerscher Entkalkungsflüssigkeit entkalkt. Ihr Kalkreichtum war sehr groß, so daß die Entkalkung, besonders in der Ebnerschen Flüssigkeit, sehr viel Zeit erforderte.

Die bei schwacher Vergrößerung untersuchten Quer- und Längsschnitte lassen keine Centralpulpa erkennen. Basalsockel wie Spitzenteil werden von einem reich verästelten Pulpasystem durchzogen. Hertwig macht bereits darauf aufmerksam, daß nur eine geringe Anzahl von Haifischspecies im Innern der Zähne eine centrale Pulpa besitzen. Im Basalsockel vor allem sind die einzelnen Kanäle weit und unregelmäßig gestaltet, die Hartsubstanzmatrix liegt nur in schmalen Streifen zwischen ihnen. Sie bilden in ihrer Gesamtheit gleichsam ein »Lager für bindegewebige Elemente und Blutgefäße«, die von der Schleimhaut aus in die Hohlräume eindringen. Wie auf Schnitten zu beobachten ist, geht diese untere Partie des Zahnes, die Hertwig als Cement bei den Plagiostomenzähnen bezeichnet, ohne besondere Grenze in den Spitzenteil des Zahnes über; sie besitzt aber keine Knochenkörperchen und besteht also nicht aus Knochen, wie die Bezeichnung leicht zu der fälschlichen Annahme führen könnte. Der Spitzenteil selbst wird von der Basis bis zum Ende von großen Kanälen unregelmäßig durchzogen, die in dieser Richtung im Lumen abnehmen. Sie stellen so gleichfalls ein reich verästeltes Pulpagewebe dar, deren größere und kleinere Kanäle miteinander kommunizieren. Jedoch bildet hier die Grundsubstanz breitere Matrixringe zwischen den geschlängelt verlaufenden Zahnmarkkanälen als im Basalsockel. Ebenfalls sind in diesem Zahnabschnitt die Hartsubstanzringe breiter als in der im allgemeinen gleichartig gebauten Partie des Wurzelteiles der Reuse. Das Kanalsystem des Spitzenteiles führt ein dichtes Bindegewebe, Blutgefäße und Odontoblasten. Letztere senden ihre protoplasmatischen Fortsätze in zahlreiche Röhrchen der Hartsubstanzringe hinein und charakterisieren so die Grundsubstanz des Zahnes als Dentin. Die Zahnbeinkanälchen sind in diesem Teil des Zahnes bedeutend breiter und stärker als in der Reuse, sie besitzen einen stärkeren welligen Verlauf, indes kommt hier die dendritische Anordnung nicht so schön zum Vorschein wie in der Reuse. Die die Cavität der Dentinröhrchen ausfüllenden zarten Odontoblastenfortsätze nehmen durch die Hämalaun-Eosinkombination eine hellrote Färbung an, während die zwischen den einzelnen Kanälchen liegende Hartsubstanz tiefblau tingiert ist. Gleichzeitig tritt durch die Färbung der bindegewebige Charakter der Matrix scharf hervor, indem dieselbe ihre Struktur aus einzelnen Bindegewebsfibrillen erkennen läßt, deren blaue Imbibition wahrscheinlich aus einer starken Verkalkung resultiert.

Führen wir Querschnitte durch das oberste Ende des Spitzenteiles, so beobachten wir noch ein Strukturelement, das die zierlich verzweigte Pulpa mit ihren Dentinringen vollständig umschließt. Dasselbe behält im allgemeinen gleiche Breite und ist durch den gänzlichen Mangel an Gefäßkanälen und Pulparäumen überhaupt charakterisiert. Diese Schicht stellt eine Modifikation des Zahnbeins auf unsern Schnitten dar, nämlich das einfache Dentin oder nach Röse (56, 57) »Röhrenzahnbein« oder normales Dentin. Sie enthält nur Zahnbeinröhrchen (tubes calcigères, Owen), die senkrecht zum äußeren Rand gehen. Letztere durchziehen auffallenderweise in starker Anzahl vorliegenden Hartsubstanzring und unterscheiden sich von den übrigen homologen Elementen des Zahnes noch darin, daß sie nur einen schwach welligen Verlauf nehmen, keine Krümmung und Biegung und nur spärliche Verästelung zeigen. Vorliegende Matrix stellt so eine gleichmäßig gebaute Schicht dar, deren Kanälchen dicht gedrängt fast parallel zur Peripherie hinlaufen. Fernerhin besitzen die Kanälchen dieser Partie eine resistente Wandung, die durch Hämalaun schwachblau tingiert wird, ihr Lumen ist indes sehr gering, zu äußerst kaum noch sichtbar; zuweilen bemerkt man eine spärliche Verzweigung, deren Äste so zart sind, daß der dichotomische Charakter der Zahnbeinröhrchen in vorliegender Dentinmodifikation kaum zu konstatieren ist. Der so gleichartig strukturierte Matrixring zeigt sowohl zur inneren Partie des Zahnes gegen das verästelte Dentin hin als auch nach außen gegen eine nur auf Schliffen sichtbare helle Rindenschicht hin eine scharfe Abgrenzung. Letztere besteht nun vor allem in der starken Transparenz des betreffenden Dentinmantels; die Schicht bleibt hell wie Schmelz und nimmt kaum eine Färbung an, ferner ist sie durch ein gewisses Lichtbrechungsvermögen und große Härte ausgezeichnet. Charakteristisch für die Dentinnatur vorliegender Zone ist das Auftreten zahlreicher Kanälchen mit sichtbarer Wandung, so daß die betreffende Schicht nicht als Schmelz, sondern als eine Dentinmodifikation, als Vitrodentin angesehen werden muß, wie verschiedene Forscher analoge Abschnitte des Haifischzahnes bezeichnet haben. In histogenetischer Beziehung sei noch angeführt, daß derartig modifiziertes Dentin in derselben Weise in den Plagiostomenzähnen angelegt wird wie das übrige Zahnbein. Vor allem differieren die Kieferzähne von den Reusen durch den gänzlichen Mangel an Pigment. In keinem Teil des Zahnes, auch nicht in den Endabschnitten der Dentinkanälchen, ist irgendwelche Spur von netzartigen Pigmentanhäufungen zu sehen, wie sie HERTWIG in den Zähnen bzw. Placoidschuppen einiger Selachier beobachtet hat.

Außerhalb der Vitrodentinschicht wird noch bei scharfer homogener Immersion auf Schliffen eine dünne Lage sichtbar, die in histologischer und physikalischer Beziehung vollständig mit dem echten Schmelz übereinstimmt. Histogenetische Argumente können hier für die Natur der betreffenden Schicht nicht angeführt werden. Letztere ist hingegen auf Schnitten nicht mehr zu erkennen, da aus der starken Säureeinwirkung eine vollständige Resorption des betreffenden Zahnabschnittes resultiert. Diese Schmelzzone besitzt eine große Transparenz und starkes Lichtbrechungsvermögen; sie behält in jeder Hinsicht ihr rein weißes Aussehen bei, nicht die geringsten Tinktionsspuren sind zu konstatieren. Ebenfalls besitzt vorliegender Schmelz die im allgemeinen charakteristische außergewöhnliche Härte, irgendwelche Kanälchen sind in ihm nicht wahrzunehmen. Fernerhin bedeckt der Schmelz nur die obere Partie des Spitzenteiles und ist so vornehmlich die Ursache des hellglänzenden Aussehens dieses Zahnabschnittes. Hervorheben möchte ich noch, daß also auch die Zähne von *Selache maxima*, die ein verästeltes Pulpasystem enthalten, zwei mehr oder minder abgegrenzte Dentinschichten besitzen, die ebenfalls bei den übrigen Plagiostomenzähnen mit verästeltem »Zahnmark« festgestellt worden sind.

Schlußbetrachtungen.

In diesem Abschnitt will ich die im vorstehenden dargelegten Befunde kurz zusammenfassen und gleichzeitig das gesamte Material nach Gesichtspunkten prüfen, die sich aus der einschlägigen Literatur ergeben.

Die Reusen auf den Kiemenbögen von *Selache maxima* sind lange, schmale Bildungen, die, lateral abgeplattet, gewöhnlich in zwei Reihen stehen, mit Ausnahme des Os hyoideum und der Ossa pharyngea, wo sie in »einzeiliger« Gruppierung sich finden. Die Anordnung ist nun derart, daß an den beiden Enden des Kiemenbogens, dem dorsalen und ventralen, die kürzeren Reusen (18 mm lange) sitzen, während letztere zur Mitte des Bogens hin immer länger und stärker werden, und sich somit hier die längsten und ausgewachsenen Filterelemente (125 mm lang) befinden. Diese unterscheiden sich äußerlich noch wesentlich in ihrer dunkelbraunen Farbe von den endständigen kleinsten Strahlen, die vollständig weiß und farblos sind, so daß eine auffallende Analogie mit verlängerten Zähnen von Placoidschuppen zu erkennen ist (vgl. Taf. XVIII, Fig. 2 u. 7). Fransenartig den Kiemenbögen aufsitzend, richten sie ihre Kanten nach vorn und hinten und verjüngen sich distalwärts. Die untere Partie der Reuse, die ich Wurzelteil nannte, steckt in der bindegewebigen Schleimhaut, während der Spitzenteil oder Reusenzahn frei herausragt. Ersterer ist von **u**- oder halbmondförmiger Gestalt, mit Ausnahme der farblosen Reusen, wo diese reguläre Form sehr variiert, und besitzt in seinem der äußeren Konvexität angrenzenden Abschnitt zahlreiche Perforationen zum Durchtritt bindegewebiger Elemente und Blutgefäße. Jeder Wurzelteil sitzt isoliert in der bindegewebigen Schleimhaut, die, von einem mehrschichtigen Epithel bedeckt, ein vorzügliches Polster zwischen den einzelnen Basalteilen bildet, aus dem so eine freie Bewegung resultiert. Der Reusenzahn hat eine glatte Oberfläche und zeigt einen hellglänzenden Überzug, der sich auch auf den größten Abschnitt des Wurzelteiles erstreckt. Trotz der harten Beschaffenheit besitzen sämtliche Filterelemente eine große Elastizität, die vornehmlich bei den längsten Reusen so weit gehen kann, daß sich ihre Spitzenteile zu einer Spiralfeder aufrollen lassen.

Die chemische Analyse betraf sowohl die Feststellung der anorganischen Bestandteile (Wasser, Asche) wie der organischen Zusammensetzung (Protein, ätherlösliche Stoffe, Fette u. a.) der Substanz. Aus der qualitativen Untersuchung folgt, daß neben größeren Mengen von Kalk und Phosphorsäure nur Spuren von Eisen und Kohlensäure vorhanden sind; Kieselsäure wurde nicht festgestellt. Erwähnt sei noch, daß der Wurzelteil etwa dreimal so viel ätherlösliche Stoffe (4,69%) enthält als der Reusenzahn (1,63%) (siehe Tab. I). Aus den übrigen Tabellen geht noch hervor, daß die mineralischen Bestandteile der Substanz vor allem aus phosphorsaurem Kalk bestehen; zwar könnte die P_2O_5 auch noch an die geringen Spuren von Magnesia (MgO) gebunden sein; ferner die Kohlensäure (CO_2) an Kalk.

Quer- und Längsschnitte durch den Wurzelteil ergaben, daß derselbe aus einem Gerüstwerk von Hartsubstanz aufgebaut ist. Der Basalteil wird von einer Anzahl Kanälen durchzogen, die in ihrem Lumen sehr variieren können; ihr Inhalt besteht aus einem feinfaserigen Bindegewebe, das spindelförmige und rundliche Zellen, Blutgefäße und reichlich Pigment enthält. Letzteres ist besonders dicht um die Gefäße abgelagert, es findet sich aber auch in der Hartsubstanz selbst in granulärer Form, die zu Komplexen sich anhäuft. Die die einzelnen Kanäle in mehr oder weniger breiten Ringen umziehende Hartsubstanz tingiert sich in zwiefacher Weise. Diejenige Partie nämlich, die den Pulpakanälen direkt anliegt, wird dunkelblau imbibiert, während die dazwischen liegende Zone bedeutend heller erscheint. Letztere beherbergt ein feines Fasernetz dunkelblauer Linien, die als verkalkte Bindegewebsfasern anzusehen sind. Ähnliche Bildungen sind auch von MARKERT, STUDNIČKA in den Basalplatten andrer Placoidorgane konstatiert und als Analogon der SHARPEYschen Fasern betrachtet worden. Gleichzeitig beobachten wir in der Grundsubstanz noch feinere Röhrchen, die von dem verzweigten Pulpasystem als Spalträume ihren Ausgang nehmen. Sie sind als Dentinkanälchen zu deuten, in die von bestimmten Zellen aus feine protoplasmatische Fortsätze eindringen. Diese modifizierten Bindegewebszellen, Odontoblasten, nehmen in den Pulpräumen vorliegender Hartsubstanz keine bestimmte Lagerung ein, wie bereits in dem betreffenden Abschnitt erläutert ist. Die Kanälchen besitzen eine eigne Wandung; sie laufen in besonders großer Anzahl auf den Rand der inneren Konkavität zu. In dieser Partie ließ sich noch vorzüglich die für Elasmobranchier-Hartsubstanzen charakteristische baumartige Verästelung verfolgen. Endlich ergab die feinere Untersuchung der Schliffpräparate noch Aufklärung über den Grund der hellglänzenden Außenschicht der einzelnen Reusen. Letztere ist durch das Vorhandensein einer besonderen Substanz bedingt, die sehr große

Ähnlichkeit mit dem echten Schmelz der Amnioten zeigt. Vorliegende Schicht ist von hoher Transparenz, großer Härte und besitzt eine feine zarte Strichelung oder Faserung, die senkrecht zum Außenrand verläuft. Sie nimmt keinen Farbstoff an, sondern behält ihr charakteristisches Aussehen bei. Auf Grund dieser analogen Verhältnisse mit dem echten Schmelz habe ich vorliegende Außenschicht der Reusen nur als schmelzartige Deckschicht bezeichnet, da keine Daten über die Genese der betreffenden Partie vorhanden sind. Die schmelzartige Deckschicht ist etwa halb so breit als die gesamte körnige Dentinschicht, die direkt unter ersterer sich hinzieht und eine Abgrenzung der eigentlichen Grundsubstanz gegen die schmelzartige Außenzone bildet. Sie besteht aus größeren und kleineren Hohlräumen, deren Anzahl und Lumenstärke von außen nach innen abnimmt.

In dem Kanalsystem, das den ganzen Kieferzahn durchzieht, offenbart sich eine analoge Struktur mit dem Wurzelteil der Reuse. Blutgefäße und feinfaseriges Bindegewebe bildet auch hier den Inhalt der verzweigten Pulparäume; indes fehlt das Pigment hier vollständig. Odontoblasten senden gleichfalls ihre Fortsätze in die zahlreichen Dentinkanälchen der Grundsubstanz, doch eine exquisite dichotomische Verzweigung ist bei den Zahnbeinröhrchen vorliegender Hartsubstanz nicht so deutlich zu konstatieren wie bei den Reusen. Die Außenschicht des Spitzenteiles der Kieferzähne ist in histologischer Beziehung als Schmelz festzulegen, wie er allgemein bei Haifischzähnen vorliegt. Unterhalb dieser Schicht beobachten wir noch eine transparente Zone, die zahlreiche Kanälchen besitzt, deren eigne Wandung durch deutliche Tinktion scharf hervortritt. Gefäßhaltige Kanäle finden sich nicht in dieser Zone.

Im Reusenzahn tritt das verzweigte Pulpasystem immer mehr zurück und wird in dem oberen Abschnitt desselben durch eine Centralpulpa ersetzt. Diese besitzt denselben Inhalt wie die Pulpa des Wurzelteiles, nicht minder zahlreiches Pigment, das sich auch in den Hartsubstanzmantel ablagert und zum äußeren Rand hin eine besondere Pigmentzone bildet. Ferner ist die »Zahnmark«-Höhle der Ausgang für viele Dentinkanälchen, die senkrecht auf den Außenrand unter reichlicher Ramifikation zustreben. Endlich bemerken wir auf Querschnitten durch den Reusenzahn, unterhalb der Arterien, deren Wandung aus drei Schichten besteht, noch spezielle Bildungen. Es sind nämlich zahlreiche Querschnitte durch Bindegewebsbündel, die sich zu »Platten« zusammenlegen, schließlich in den primären Dentinmantel übergehen und am Aufbau desselben sekundär partizipieren.

Im Zusammenhang ist diese Erscheinung auf Taf. XIX, Fig. 12—15 wiedergegeben.

Was nun den Charakter der Grundsubstanz der Reuse und des Kieferzahnes anbetrifft, so ist zweifellos derselbe als Dentin festzulegen. Die Existenz zahlreicher feiner Kanälchen in der Matrix, ihr Verlauf und Bau, ferner die Anwesenheit feiner protoplasmatischer Fortsätze innerhalb ihres Lumens, die zugleich von bestimmten Zellen ihren Ausgang nehmen, dürften zur Genüge die Dentinnatur der Grundsubstanz bestimmen. Es drängt sich uns nur die Frage auf, welche Dentinmodifikation wir zugrunde zu legen haben. Die Literatur möge uns nun darüber näher Aufschluß geben.

In speziellen Hartsubstanzgebilden der Vertebraten kann das Dentin die verschiedensten Modifikationen aufweisen, denen die Forscher im Laufe der histologischen Untersuchungen besondere Bezeichnungen beilegten. So unterschied OWEN (48) im allgemeinen drei Formen von Dentin: Osteodentin, Vasodentin und Plicidentin. Das Vasodentin = gefäßhaltiges Dentin zeigt zahlreiche Pulpakanäle, die Blutgefäße und Zellen enthalten. Besitzt das Vasodentin noch Knochenkörperchen, dann haben wir das Osteodentin. Endlich haben die Dendrodonten das gefaltete Zahnbein »Plicidentin«. CH. TOMES (71) gibt in seiner Arbeit »on the structure and development of vascular dentine« eine Einteilung des Zahnbeins in vier Gruppen. Er fand nämlich bei verschiedenen Teleostiern, insbesondere bei den Gadiden, ein Dentin, das allein die Bezeichnung »Vasodentin« verdient und der OWENschen Benennung nicht entspricht. Das OWENsche Vasodentin enthält innerhalb der großen Kanäle zelliges Pulpagewebe und ein bis zwei Blutgefäße, die auch fehlen können. Es entspricht vollkommen der um die HAVERSschen Kanäle abgelagerten Knochensubstanz. Das TOMESsche Vasodentin besitzt keine echten Zahnkanälchen (dentinal tubes). Es besteht aus einer einfachen Pulpahöhle, von deren Rand aus zahlreiche Blutgefäße als Capillaren in das Dentin eindringen. Sie füllen den ganzen Hohlraum der Kanäle aus und sind nicht von Pulpagewebe umgeben. Zugleich hält TOMES die Bezeichnung Osteodentin für die bisher von OWEN als Vasodentin angegebene Dentinmodifikation für passender; die Bezeichnung Vasodentin will er nur auf das echte Gefäßzahnbein der Gadiden angewandt wissen. Er unterscheidet demnach vier Formen:

1) Hartes, gefäßloses Zahnbein (Mammalier usw.),
2) Vasodentin (*Merlucius vulgaris*, *Gadus*),

3) Osteodentin mit zahlreichen Pulpakanälchen; nur harte Dentinschicht auf der Oberfläche, sonst fehlen die Zahnbeinkanälchen,

4) Plicidentin (*Labyrinthodon*).

Endlich sei noch die Einteilung der Dentinmodifikationen von Röse (57) erwähnt. Er unterscheidet zweierlei Zahnbein: I. Echtes Zahnbein = Dentin, »Hartgewebe mit glatter Oberfläche, welches von der Innenwand einer Epithelscheide aus einseitig nach der Mitte des einheitlichen Zahnmarkraumes hin wächst«.

a. Röhrenzahnbein = normales Dentin, enthält die bekannten Zahnbeinkanälchen zur Aufnahme von protoplasmatischen Zellenausläufern der Zahnbeinbildner (Odontoblasten).

b. Einschlußfreies Zahnbein = Vitrodentin, enthält keine protoplasmatischen Einschlüsse.

c. Gefäßzahnbein = Vasodentin, enthält Blutgefäßcapillaren.

II. Bälkchenzahnbein = Trabeculardentin. »Hartgewebe, welches ohne Beziehung zur Epithelscheide in Gestalt von einzelnen Bälkchen frei im Bindegewebe des jugendlichen Zahnmarkraumes oder in seiner nächsten Nähe entsteht, und welches allseitig wachsen kann. Das Gewebe enthält zahlreiche kurze Zahnbeinkanälchen, welche von protoplasmatischen Zellausläufern angefüllt sind.« Als Beispiel sowohl für die Entstehung als für das fertig gebildete Trabeculardentin führt Röse (57) die Zähne von *Myliobatis aquila* an. Treuenfels (73) hat bei *Myliobatis* ähnliche Befunde erhalten, indem er schreibt, daß das Dentin im Kronenteile des Zahnes sich in vertikalen Zapfen abscheidet, die sich mit den unregelmäßigen Dentinvorsprüngen und Lamellen der Basis verbinden. Röse nimmt an, daß die Dentinlamellen bei *Myliobatis* auch frei im Innern der Zahnpulpa entstehen.

Im Anschluß an vorstehende Definitionen über die Abänderungen des echten Dentins wollen wir mit der Bestimmung der Grundsubstanz des Kieferzahnes beginnen. Im Spitzenteil des Zahnes folgt vom Schmelz aus nach innen eine Gewebsart, die von hoher Transparenz und heller Farbe ist und von zahlreichen Kanälchen durchlaufen wird. Wir wollen diese Schicht als Vitrodentin bezeichnen, da der Dentincharakter durch die Anwesenheit vieler fast parallel verlaufender Zahnbeinröhrchen ausgesprochen ist. Nach Röse zwar ist, im Gegensatz zu andern Autoren, Vitrodentin ein Gewebe, das keine Dentinkanälchen und Fortsätze enthält. Die innere Partie des betreffenden Zahnabschnittes zeigt eine Matrix, die von zahlreichen gefäß- und zellenführenden Kanälen durchzogen wird. Letztere werden von schmalen hin und her schlängelnden Hartsubstanzringen umgeben, die auf beiden

Seiten Dentinröhrchen besitzen, in die Zellen ihre Fortsätze hineinsenden und die daher »allseitig« wachsen können, wie der Terminus Röses lautet. Vorliegendes Gewebe stimmt nicht vollständig mit dem Owenschen Vasodentin und dem Tomesschen Osteodentin überein. Wenn auch beide Dentinmodifikationen gefäßführende Kanäle besitzen, so haben genannte Autoren nicht auf die unbedingte Anwesenheit von Dentinkanälchen hingewiesen. Ich halte die Bezeichnung »Trabeculardentin« nach Röse für vorliegendes Zahnbein für passend. Den Basalsockel des Kieferzahnes will ich im Anschluß an Hertwig (24) als Cement benennen.

Bei der Reuse folgt von der schmelzartigen Deckschicht nach innen hin zunächst ein hartes, gefäßloses Dentin. Dasselbe überzieht den Reusenzahn besonders im oberen Teile in ansehnlicher Breite und beherbergt hier eine ausgebildete Centralpulpa. Es bedeckt indes auch den äußeren Abschnitt des Wurzelteiles, ich weise nur auf die innere Konkavität desselben hin. Das Innere der Reuse besteht nun aus einer Grundsubstanz, die der des Zahnes im allgemeinen analog ist. Auch hier sind die gefäß- und zellenreichen Kanäle von schmalen Hartsubstanzringen umgeben, die auf beiden Seiten Dentinkanälchen führen. Gleichzeitig haben wir im Pulpagewebe der Reuse Beobachtungen gemacht, die an die geschilderten Verhältnisse bei den *Myliobatis*-Zähnen erinnern. Die vor allem in basalen Teilen des Reusenzahnes beobachteten sekundären Bildungen fanden auch hier als »Zapfen«, »Bälkchen« oder »Platten« frei im Innern des »Zahnmark«-Raumes statt. Auf Grund dieser Befunde müssen wir ebenfalls das Hartsubstanzgewebe der Reuse, und besonders dasjenige seiner basaleren Partien, als Trabeculardentin bezeichnen. Reuse und Kieferzahn unterscheiden sich indes darin, daß letzterer im Innern bis zur äußersten Spitze den Charakter des Trabeculardentins oder Bälkchenzahnbeins bewahrt, während die Reuse nur im unteren Abschnitt, besonders im Wurzelteil, genannten Dentinaufbau zeigt, der im oberen Teil des Reusenzahnes in ein echtes Dentin oder »Röhrenzahnbein« Röses übergeht.

Bisher waren von der Haut der Elasmobranchier die Placoidschuppen und die Flossenstacheln näher untersucht; sie lassen in ihrem Bau wesentliche Übereinstimmungen mit den Zähnen des Mundes erkennen und werden daher als Hautzähne bezeichnet. Vorliegende Studien haben nun gezeitigt, daß die Elemente des bei *Selache maxima* Cuvier prächtig entwickelten Reusenapparates, die Reusen, ebenfalls echte Hauptzähne oder »dermal teeth« sind, welchen Ausdruck zuerst

Williamson für bestimmte Hartsubstanzgebilde der Plagiostomenhaut in die wissenschaftliche Zoologie eingeführt hat. Die Bezeichnung Zahn kann genannten Placoidorganen nicht abgesprochen werden, da die zur Definition eines Zahnes erforderlichen Kriterien, wie Pulpahöhle, Dentinkegel mit Zahnbeinröhrchen und Schmelz, deutlich und ausgeprägt entwickelt sind. Im histologischen Aufbau zeigen Reusen und Kieferzähne vollständige Übereinstimmung, so daß wir sie für homologe Gebilde ansehen müssen. Somit sind die Reusen auch den übrigen Hartsubstanzgebilden der Elasmobranchierhaut, den Placoidschuppen und Flossenstacheln, als anatomisch gleichwertige Bildungen an die Seite zu stellen. Infolge ihrer besonderen Stellung und Funktion auf der Kiemenbogenschleimhaut haben vorliegende »dermal teeth« eine spezielle Differenzierung erlangt, da sie höchstwahrscheinlich mit in den Dienst der Nahrungsaufnahme treten und nebenbei als Schutzvorrichtung für die mächtigen Kiemen dienen. Mit dieser besonderen Leistung dürfte vielleicht zum Teil die auffallende Entwicklung und Gestaltung der Reusen zusammenhängen. Was nun die beträchtliche Zunahme der Grundsubstanz anbetrifft, so will ich schließen mit den Worten Markerts, die derselbe für die gleiche Erscheinung beim *Acanthias*-Flossenstachel angibt: »Ich möchte nicht unerwähnt lassen, daß die außergewöhnliche Steigerung der Masse durch eine zeitliche Verschiebung der Anlage ermöglicht erscheint oder in phylogenetischer Betrachtungsweise eine solche zur Folge gehabt hat«.

Historischer Teil.

In diesem Kapitel soll eine in chronologischer Reihenfolge geordnete Übersicht über die Betrachtungen gegeben werden, die bisher bezüglich des Reusenapparates von *Selache maxima* angestellt worden sind. Da ich bereits an andern Stellen auf einige historische Daten habe verweisen müssen, so finden die betreffenden Autoren hier nur so weit Erwähnung, als für eine chronologische Übersicht notwendig ist. Gleichzeitig werde ich noch die verschiedenen Bezeichnungen, die dem Riesenhai in den einzelnen Ländern von Zeit zu Zeit beigelegt wurden, hervorheben.

Der erste Naturforscher, der den Reusenapparat eines sehr großen Haifisches, aus den Meeren Norwegens stammend, erwähnt, ist der Bischof Gunnerus (20) von Drontheim in Norwegen. Letzterer spricht in seinen aus dem Jahre 1765 stammenden Aufzeichnungen die Vermutung aus, daß die fransenartigen Gebilde auf den Kiemenbögen als Seiapparat dienen und der Hai demnach nur von kleineren Seetierchen leben müßte. Wegen dieser Einrichtung stellt er noch einen Vergleich mit den Cetaceen an.

Im Jahre 1769 beschreibt PENNANT (51) in groben Zügen den Reusenapparat in seinem Aufsatze: »The basking shark«, »sich sonnender Hai«, wie die englische Bezeichnung für den Riesenhai lautet. Er sagt: »Within the mouth towards the throat is a very short sort of whalebone.« Aus der Größe des Maules und der Zähne und aus der Anordnung der Reusen schließt PENNANT, wie bereits früher erwähnt, daß die Nahrung analog derjenigen der Bartenwale sei.

In den Philosophical Transactions aus dem Jahre 1809 und 1810 befinden sich von E. HOME Arbeiten über den *Squalus maximus*, wie dieser Forscher den Riesenhai nannte. Die Hauptpunkte sind an einer früheren Stelle bereits wiedergegeben.

Unter dem Titel »Note sur plusieurs espèces de *Squalus confondues* sous le nom de *Squalus maximus* de Linné« folgt im Jahre 1810 von BLAINVILLE (5) eine eingehendere Arbeit, die sich vor allem mit den systematischen Merkmalen des Riesenhaies befaßt. Er stellt nämlich fest, daß unter der Bezeichnung *Squalus maximus* mehrere Arten von Haifischen vereinigt würden, die genau zu unterscheiden wären. Selbst bei LINNÉ in der 11. und 12. Ausgabe des Systema naturae finden sich keine Anhaltspunkte. GUNNERUS beschrieb zum erstenmal einen sehr großen Hai in dem Zeitraum zwischen der 11. und 12. Ausgabe des Systema naturae. PENNANT hat dieselbe Art beobachtet. BLAINVILLE stellt als zweite Species diejenige fest, die HOME beschrieben hat; endlich findet sich eine dritte Art zu Paris »le grand pélerin du Nord«. Indem er so drei Species unterscheidet: 1) *Squalus gunnerus* (Squale de GUNNERUS), 2) *Squalus pelegrinus* (Squale PÉLERIN), 3) *Squalus homianus* (Squale de HOME) läßt er als gemeinsame Merkmale folgende gelten: »Dentibus conicis, minutis numerosis, non serratis«. BLAINVILLE ist ferner der erste Forscher, der eine besondere Gattung, nämlich »*Cetorhinus*« einführen wollte.

In der im Jahre 1813 erschienenen Fauna orcadensis bemerkt G. LOW (43) die Kiemenbogenanhänge von *Selache maxima* mit den Worten: »Fringed with a sort of small bristles approaching the nature of whalebone«.

Zwei Jahre später schreibt S. L. MITCHELL (45) über *Selache maxima*, »is remarkable for having something within in his mouth resembling the horny substance called whale-bone, which has led some persons to call him the bon shark«.

In den Proceedings of the Boston society of natural history, Boston

1854. gibt R. FOULIS (16) eine interessante Mitteilung über den Fang eines großen Haifisches in der Bucht von Fundy. Die Länge des betreffenden Tieres, welches sich im Fischnetze verstrickt hatte, betrug 40 Fuß. Aus dem Riesenhai wurden »three hundred and twenty gallons (gallon = 4,5435 l) of liver matter« gewonnen. Den Reusenapparat erwähnt FOULIS mit folgenden Worten: »Each gill is provided with a cullender or comb-like apparatus, apparently for retaining or preventing the smaller portions of food from passing through the gill-openings with the water, received by the mouth«.

In einer eingehenderen Abhandlung in französischer und dänischer Sprache aus dem Jahre 1868 richtete HANNOVER (21, 22) die Aufmerksamkeit auf reusenartige Gebilde, von denen sich Stücke in verschiedener Größe in den Museen zu Christiania, Kiel und Kopenhagen vorfinden. Sie setzen sich aus einer großen Anzahl von Strahlen oder dünnen Platten zusammen, die braune Farbe zeigen, ihre Größe war beinahe 6 Zoll. Sie sehen auf den ersten Blick wie junge Platten »de baleine« aus, wie HANNOVER schreibt. Er hat sie auch in der Tat für derartige gehalten, da man weder den Ort noch das Tier, von dem sie herrührten, kannte. Auf Grund der mikroskopischen Untersuchung fand HANNOVER, daß die betreffenden Gebilde im Innern eine centrale Höhlung besitzen, von der nach allen Seiten feine Kanälchen ausstrahlen. Aus dieser übereinstimmenden Ähnlichkeit in der Struktur mit den Hautstacheln von *Raja* schloß er, daß die betreffenden unbestimmten Teilstücke einem bisher unbekannten Rochen zugehörten; er glaubte, daß diese besondere Species, die HANNOVER *Raja inconnue* nannte, ausgestorben sei.

Im Jahre 1869 folgte von FELIX DE BRITO CAPELLO (8) eine kürzere allgemeine Beschreibung über den *Cetorhinus Blainvillii*, wie er den *Squalus maximus* auch nannte. Das betreffende Exemplar wurde an der Küste Portugals gefangen und befindet sich im Museum von Lissabon.

In dem Werke »The Zoologist«, London 1870, findet man verschiedene Aufzeichnungen von THOMAS CORNISH (10) über einen riesigen Hai, der $^1/_2$ Meile von der Hafenmole von Penzanze entfernt gefangen wurde. Er gibt eine Beschreibung über den Kopf und die Schnauze »a small head, a very remarkable snout« und über Augen, Farbe und Gestalt des Tieres. Über Kiemen und Reusen erwähnt er folgendes: »The gills were very large and fleshy, even considering the size of the openings and of the fish, and in front of each, attached by a strong flexible cartilage to the ray, was a slight elastic apparatus extending the whole length of the ray, an inch and a half in depth, and which would be precisely represented by a thin small toothed comb made of whalebone«.

Einige Jahre später folgt eine Arbeit von Steenstrup (63, 64) in »Oversigt over det Kong. Danske Vidensk. Selsk.« 1873 mit einem Resümee in französischer Sprache. Er stellt fest, daß die von Hannover untersuchten Kiemenbogenanhänge von *Selache maxima* stammten, für welchen Hai betreffende Reusenbildungen charakteristisch wären. Als Beweis gibt er Gunnerus und andre Schriftsteller an, die bereits vor $1^1/_2$ Jahrhundert diese Bildungen kannten. Auf Grund der Untersuchungen Hannovers hält Steenstrup die Reusen für stark verlängerte, sehr dünne Zähne, die in ihrer Gesamtheit die Funktion eines Filters erfüllen. Genannter Forscher dürfte der erste sein, der die Ähnlichkeit der Reusen mit den Zähnen erkannt und zum Teil auch bewiesen hat.

In den umfangreichen und ausgezeichneten Arbeiten über die Selachier gibt Pavesi (49, 50) eine Beschreibung über einen großen Hai, der 1870 in der Nähe von Lerici im Golf von Spezia gefangen wurde, ferner über dieselbe Species, die 1877 im Hafen von Vado in Gefangenschaft kam. Gleichzeitig finden sich in dem Werke Abbildungen über die Kiemenbögen mit Anhängen. Pavesi erwähnt ebenfalls, daß die von Hannover beschriebene Species eine Selache sei, wie die von ihm angeführten zwei Arten *Selache maxima* gewesen seien.

Im Jahre 1876 folgt von P. Wright (78) in »Nature« (10. August 1876) ein Beitrag über *Selache maxima*. Er beschreibt Länge, Aussehen und Vorkommen des Tieres, das an den Bofni-Inseln gefangen wurde. Er gibt ebenfalls eine Abbildung über Kiemenbogen mit Reusen. Wright erwähnt noch, daß den Fischern dieser Hai bekannt sei unter dem Namen »Sun-fish« oder »Pélerin«.

Auf diesen Artikel hin erfolgt von Allmann (1) in derselben Zeitschrift (Nature, 21. August 1876) die Notiz, daß er bereits vor 30 Jahren in den Saunders's News-letter eine Beschreibung über einen Hai gegeben hätte, der an der südlichen Küste von Irland gefangen wurde. Er betont noch, daß er zurzeit schon den Gedanken ausgesprochen habe, die Reusen von *Selache maxima* bestünden nicht aus Fischbein; trotz großer Elastizität seien sie hart und spröde (brittle).

Endlich erscheint in demselben Jahre, in dem Journal de Zoologie, Paris 1876, eine dritte Abhandlung über den Riesenhai von Paul und Henry Gervais (18). Der betreffende Fisch wurde zu Concarneau gefangen, hatte die Länge von 3,65 m und ein Gewicht von 250 kg;

die Species war den dortigen Fischern unbekannt. In ihren historischen Bemerkungen erwähnen sie noch, daß Cuvier die Bezeichnung »*Selache*« einführte, während M. Couch den Namen *Polyprosopus* annahm und Lesueur (41) die Bezeichnung »*Squalus elephas*«. Sie geben in der Arbeit Abbildungen über die Kopfform des Tieres und über die Kiemenbögen mit Reusen. Letztere zeigen nicht die Struktur des Fischbeins, sondern die von Zähnen. Pigment sei vorhanden, durch welches zugleich die Dentinkanälchen sich leicht auffinden lassen. Ferner erwähnen sie die kleinen Zähne, von denen ein Längsschnitt sich als Abbildung findet. Die gröbere mikroskopische Struktur der Reusen ist in zwei Abbildungen dargestellt.

Vier Jahre später erscheint von Turner (75) eine Arbeit über den Reusenapparat und die Zähne von *Selache maxima* in dem »Journal of anatomy und physiology«, London 1880. Die betreffenden Kiemenbogenanhänge stammten von einem Hai, der an der Küste von Neufundland gefangen genommen war; das für seine Studien zur Verfügung stehende Stück war $5^1/_2$ Zoll lang und zählte 154 Reusen. Zunächst gibt er historische Daten; die Untersuchungen selbst erstrecken sich nur auf den Bau der Hartsubstanz, die Weichteile und histologischen Feinheiten sind bei seinen Forschungen unberücksichtigt geblieben. Auf andre Punkte seiner Arbeit bin ich bereits an einer früheren Stelle zu sprechen gekommen. Er glaubt ferner, daß die Reusen die Funktion eines feinen Filters ausführen und daher bei der Nahrungsaufnahme von Wichtigkeit sind. Zum Schluß schreibt er über die Genese der »comb-like branchial appendages« wie folgt: Die Reusen sind subepitheliale Bildungen und stammen daher vom Mesoblast, während das Fischbein der Walfische eine Verhornung des Epithels der Papillen darstellt und somit seinen Ursprung vom Epiblast nimmt.

Schließlich kommt Brandt (7) im XVIII. Bd. des Biologischen Centralblattes (Jahrg. 1898) noch auf den Reusenapparat von *Selache maxima* zu sprechen. Dieser Forscher meint, daß die Reusen, wie eingangs dieser Abhandlung bereits erwähnt, einen Übergang zwischen Zähnen und Haaren darstellen. Neben einer näheren Besprechung der verschiedenen Theorien über den phyletischen Ursprung der Haare, besteht der Inhalt seiner Arbeit in der Aufstellung der Hypothese über die Homologie zwischen Zähnen und Haaren, zu der erwähnte Reusen und vor allem borstenartige Gebilde von der Schnauze eines Haifisches Material lieferten. Letztere Bildungen stammten von einem 6 m langen, ausgestopften Exemplar, welches 1870 im Saale der Buchhändlerbörse zu Leipzig ausgestellt war und von Brandt für eine *Selache maxima* gehalten wurde. Er sei von dem »durch den Besuch von Zoologen geschmeichelten Impresario« auf eine große Anzahl ganz unansehnlicher Borsten aufmerksam gemacht worden, »mit welchen die Schnauze des Fisches besät war«. In diesen Gebilden erblickt der Autor ebenfalls »Vorstufen zur Umbildung von Zähnen zu Haaren«. Die betreffenden Borsten waren von schwarzgrauer Farbe und nur 3,3 mm lang, da die Spitze abgebrochen war; die wirkliche Länge hält er für das Doppelte der angegebenen. Sie stachen wenig von der Hautfarbe des Tieres ab und wurden daher leicht übersehen. Der Verfasser glaubt, daß »aus diesem Umstande eine absichtliche Täuschung des Publikums so gut wie ausgeschlossen sei«; auch wären keine Spuren eines »Artefakts« oder von Leim und Verletzungen der Haut sichtbar gewesen.

Was nun das Vorkommen von solchen borstenartigen Gebilden an der Schnauze von *Selache maxima* anbetrifft, so möchte ich darauf hinweisen, daß in der gesamten Literatur, soweit sie mir zur Verfügung stand, nirgends Andeutungen oder irgendwie Anhaltspunkte für betreffende Bildungen sich vorfinden. Auch auf den verschiedensten Abbildungen über Kopf und Schnauze von *Selache maxima* sind nirgends solche Gebilde wiedergegeben. So zeigt zwar die Schnauze von *Selache maxima* in der Abbildung von Gervais (18), wie Brandt gleichfalls erwähnt, zahlreiche Punkte, die als die vom Verfasser erwähnten Schleimporen zu betrachten sind. Brandt schreibt nun über diese Poren folgendes: »Immerhin wäre es a priori nicht unmöglich, daß gerade diesen Poren im höheren Alter borstenartige Gebilde entsprießen«. Hierzu sei nun eine Stelle von R. Foulis (16) angeführt, die Brandt nicht bekannt gewesen sein dürfte. Dieser Autor gibt eine genaue Beschreibung von Kopf und Schnauze und schreibt über letztere noch wie folgt: ». . . around this snout there were a number of regular lines of pores or papillae that on pressure gave out a gelatinous secretion«. Hier liegt doch anscheinend auch eine genaue Beobachtung des Baues der Schnauze vor, borstenartige Gebilde sind aber von Foulis nirgends erwähnt worden. Soweit mir bekannt ist, hat auch der Riesenhai, der bei Bergen gefangen wurde und das Material zu vorliegender Arbeit lieferte, keine borstenartigen Gebilde an der Schnauze besessen. In betreff der Reusen sei nochmals bemerkt, daß dieselben in ihrem histologischen Aufbau vollständige Übereinstimmung mit den übrigen Hartsubstanzgebilden der Elasmobranchier, wie Kieferzähnen, Placoidschuppen und Hautstacheln zeigen, sie sind daher als echte Hautzähne anzusehen.

Vorstehende Untersuchungen wurden im Laboratorium des anatomisch-zoologischen Instituts der Königlichen Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster i/W. ausgeführt.

Am Schluß dieser Abhandlung erfülle ich gern die angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. med. et phil. E. Ballowitz für die Anregung zu der Arbeit und die Benutzung des wertvollen Materials meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Herrn Privatdozenten Dr. Brodersen, Prosektor am anatomischen Institut, schulde ich verbindlichen Dank für die Unterweisung in der Technik der Untersuchungen.

Münster i. W., im Mai 1908.

Literaturverzeichnis.

1. J. Allmann, The basking shark. Nature. Vol. XIV. Aug. 31. 1876. p. 368.
2. C. Benda, Die Dentinbildung in den Hautzähnen der Selachier. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XX. 1882.
3. van Benedrn, Bulletin de l'académie Royale de Belgique. 1871.
4. — Daselbst 1876.
5. Blainville, Note sur plusieurs espèces de Squalus confondues sous le nom de Squalus maximus de Linné. Nouveau bulletin des sciences par la soc. phil. de Paris. 1810. p. 169.
6. Böhm u. Oppel, Taschenbuch der mikroskopischen Technik. München 1900.
7. Alex. Brandt, Über borstenartige Gebilde bei einem Hai und eine mutmaßliche Homologie der Haare und Zähne. Biol. Centralbl. Bd. XVIII. Leipzig 1898. S. 257.
8. Capello Felix de Brito, Memoria relativa a un exemplar de Squalus maximus Lin. pescado nas costas de Portugall. Journ. des Sc. Math. Phys. et Nat. de Lisbonne. Lissabon 1870.
9. D. Carazzi, Sulla Selache maxima Gunn. Zool. Anz. Bd. XXVIII. S. 161.
10. Thomas Cornish, On a shark captured in Mount's Bay on June 11., 1870, supposed to be identical with the Basking Shark of Pennant and the Broadheaded Gazer of Couch. The Zoologist. London 1870. p. 2253.
11. Cuvier et Valenciennes, Histoire naturelle des poissons. Paris 1828.
12. v. Ebner, Histologie der Zähne mit Einschluß der Histogenese. Sep.-Abdr. aus Scheff, »Handbuch der Zahnheilkunde«. Heft 3—4. Wien 1890.
13. Encyclopädie, der mikroskopischen Technik. 1903.
14. Leo Fleischmann, Über Bau und Inhalt der Dentinkanälchen. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. LXVI. 1905. S. 501.
15. — Die Entwicklung der Zahnscheiden; gleichzeitig ein Beitrag zur Entwicklung der Zahnbeingrundsubstanz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXVIII 1906. S. 297.

16. R. Foulis, Proceedings of the Boston society of nat. hist. Vol. IV. Boston 1854. p. 202.
17. Gegenbaur, Unters. z. vergl. Anatomie der Wirbeltiere. Heft III. 1872.
18. Paul Gervais et Henri, Observations relatives à un squale pélerin (pêché à Concarneau). Journ. de Zool. Tome V. Paris 1876. p. 319.
19. Giebel, Odontographie 1855.
20. Gunnerus, Trondj. Selsk. Skrifter. Drontheim 1765.
21. A. Hannover, Om Bygningen og Udviklingen af Skjael og Pigge hos Bruskfisk, tilligemed udforligere Breskrivelse af tvende herten horende Former. Kong. Dansk. Vidensk. Selskabs Skrifter. Kopenhagen 1868. p. 485.
22. — Recherches sur la structure et le développement des écailles et des épines chez les poissons cartilagineux. Ann. d. sc. nat. V série. Zoologie. IX. Bd. 1868.
23. Heinke, Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbeltiere. Diese Zeitschr. Bd. XXIII. 1873.
24. O. Hertwig, Über Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. VIII. N. F. Bd. I. 1874. S. 331.
25. F. Hilgendorf, Einige Bemerkungen über die Histologie der Pristis-Zähne. S. B. Ges. Naturf. Berlin 1880.
26. E. Hoehl, Beitrag zur Histologie der Pulpa und des Dentins. Arch. f. Anat. und Physiologie. Anatom. Abt. S. 31. Leipzig 1896.
27. Everard Home, On the Nature of the intervertebral substance in Fish and Quadrupeds. Phil. Transactions. London 1809. p. 177.
28. — An anatomical account of the Squalus maximus (of Linnaeus) which in the structure of its stomach forms an intermediate link in the gradation of animals between the whale tribe and cartilaginous fishes. Phil. Trans. of the roy. soc. of London. 1809. p. 206.
29. — Additions to an account of the anatomy of the Squalus maximus, contained in a former paper; with observations on the structure of the branchial artery. Phil. Trans. London 1813. p. 227.
30. A. D. Imms, On the oral and pharyngeal denticles of Elasmobranch fishes. Proc. Z. Soc. London. Vol. I. p. 41.
31. — Notes on the gill-rakers of the Spoonbill Sturgeon, Polyodon spathula. Proc. of the Zool. Soc. of London. Vol. II. p. 22. 1904.
32. O. Jaeckel, Die Selachier aus dem oberen Muschelkalk Lothringens. Abh. z. geol. Spezialk. v. Els.-Lothr. III. Bd. 1889.
33. — Über die Gattung Pristiophorus. Arch. f. Naturg. 1891.
34. B. Jentsch, Beitrag zur Entwicklung und Struktur der Selachierzähne. Inaug.-Diss. Leipzig 1897.
35. H. Klaatsch, Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. Morph. Jahrb. Bd. XVI. S. 97—196 u. S. 209 bis 258. Leipzig 1890.
36. — Über die Herkunft der Scleroblasten. Leipzig 1894.
37. K. v. Korff, Die Entwicklung der Zahnbeingrundsubstanz der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXVII. 1906. S. 1—17.

38. K. v. Korff, Die Analogie in der Entwicklung der Knochen- und Zahnbeingrundsubstanz der Säugetiere nebst kritischen Bemerkungen über die Osteoblasten und Odontoblastentheorie. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXIX. 1907. S. 515.
39. Kölliker, Epitheliale Struktur des Schmelzorgans. Mikr. Anat. II. 1852.
40. W. Lepkowski, Beitrag zur Histologie des Dentins mit Angabe einer neuen Methode. Anat. Anz. 16. Jahrg. 1892. S. 274.
41. Lesueur, Description of a Squalus of a very large size which was taken on the coast of New-Jersey. Journ. of the Acad. of Nat. Hist. of Philadelphia. 1822.
42. F. Leydig, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
43. G. Low, Fauna orcadensis. Edinburgh 1813.
44. F. Markert, Die Flossenstacheln von Acanthias. Ein Beitrag zur Kenntnis der Hartsubstanzgebilde der Elasmobranchier. Zool. Jahrb. Abt. f. Anatomie. Bd. IX. 1896. S. 665.
45. S. L. Mitchell, On the fishes of New York. Transt. Lit. and Phil. Soc. New York. Vol. I. 1815. p. 486.
46. Möbius, Kommissionsberichte. Kiel 1871.
47. Mummery, Some points in the structure and development of dentine. Phil. Trans. Vol. CLXXXII. London 1892.
48. Owen, Odontography. 1840.
49. Pavesi, Annali del Museo Civico di storia naturale di Genova. Vol. VI. 1874.
50. — ibid. Vol. XII. p. 23. 1878.
51. Pennant, British Zoology. Vol. III. p. 80. 1769.
52. Marianne Plehn, Die Fische des Meeres und der Binnengewässer. Lampert, Bild.-Atl. des Tierreiches. IV. Tl. Verlg. J. F. Schreiber, Eßlingen und München.
53. C. M. L. Popta, Les appendices des arcs branchiaux des poissons. Ann. sc. nat. 7 sér. Tom. XII. p. 139. 1901.
54. P. Ritter, Beiträge zur Kenntnis der Stacheln von Trygon und Acanthias. Inaug.-Diss. Rostock.
55. B. Rosenstadt, Studien über die Abstammung und die Bildung des Hautpigments. Arch. f. mikr. Anat. Bd. L. p. 350. 1897.
56. C. Röse, Über die Zahnentwicklung von Chlamydoselachus anguineus Garm. Morph. Arb. (Schwalbe) Bd. IV. S. 193. Jena 1895.
57. — Über die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz. Bd. XIV. Jena 1898. S. 21—31 und S. 33—69.
58. Schiemenz, Die Zoologie im Dienste der Fischerei. Verh. V. Intern. Zool.-Kongr. Berlin 1901.
59. — Wie frißt der Fisch? Vortrag, gehalten am 28. Okt. 1905 in Weimar in d. Hauptvers. d. Thüring. Fischereivereins. Deutsche Fisch-Ztg. Stettin.
60. O. Schneider, Histologie der Tiere. Jena 1902.
61. O. Seeliger, Manteltiere. In: Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreiches. 1893 ff.
62. Andrew Smith, Illustrations of the Zoology of South-Africa. London 1849.

63. J. Steenstrup, Om Gjaellegitheret eller Gjaellebarderne hos Brugden. Oversigt over det Kongelige Danske Vidensk. Selskabs Forhandlingen. Kopenhagen 1873. p. 407.
64. — Sur les appareils tamiseurs ou faunous branchiaux du Pélerin; als Résumé im Anhange des vorhin erw. Werkes. p. 8. 1873.
65. O. Steinhard, Über Placoidschuppen in der Mund- und Rachenhöhle der Plagiostomen. Arch. f. Naturg. 69. Jahrg. Bd. I. p. 1—46. Berlin 1903.
66. Ph. Stöhr, Lehrbuch der Histologie. Jena 1905.
67. A. Sternfeld, Über die Struktur des Hechtzahnes, insbesondere die des Vasodentins (Owen). Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX. 1882.
68. A. Steuer, Über das Kiemenfilter und die Nahrung adriatischer Fische. Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien. Bd. LV. S. 275. 1905.
69. F. K. Studnicka, Über collagene Bindegewebsfibrillen in der Grundsubstanz des Hyalinknorpels, im Dentin und im Knochengewebe. Anat. Anz. XXIX. Bd. 1906. S. 334.
70. John Tomes, On the structure of the dental tissues of marsupial animals, and more especially of the enamel. Phil. Transact. London 1849. p. 403.
71. Ch. Tomes, On the structure and development of vascular dentine. Phil. Trans. Vol. CLXIX. London 1878.
72. S. Ch. Tomes, Upon the structure of the enamel of Elasmobranch fishes. Phil. Trans. of the royal society of London. 1898. Vol. CXC. p. 443.
73. P. Treuenfels, Die Zähne von Myliobatis aquila. Inaug.-Diss. Basel 1896.
74. F. H. Troschel, Über die Bewaffnung der Kiemenbogen der Fische. Arch. f. Naturg. Bd. I. 1849.
75. Turner, The structure of the comb-like Branchial appendages and of the teeth of the Basking shark (Selache maxima). Communicated to the royal society, Edinburgh, March 1. 1880. Journ. of anatomy and physiology. Vol. XIV. London 1879. p. 273.
76. Herm. Vierordt, Anatomische, physiologische und physikalische Daten und Tabellen für Mediziner. III. Aufl. Jena 1906.
77. W. C. Williamson, On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some Ganoid and Placoid Fish. Phil. Transact. London 1849. p. 435.
78. P. E. Wright, Nature. Vol. XIV. p. 313. Aug. 10. 1876.
79. Enoch Zander, Studien über das Kiemenfilter bei Süßwasserfischen. Diese Zeitschr. Bd. LXXV. S. 233. 1903.
80. — Das Kiemenfilter der Teleostier. Diese Zeitschr. Bd. LXXXIV. S. 619. 1906.
81. — Das Kiemenfilter bei Tiefseefischen. Diese Zeitschr. Bd. LXXXV. S. 157. 1907.

Erklärung der Abbildungen.

Die Zeichnungen, welche sich sämtlich auf *Selache maxima* beziehen, wurden zum Teil mit dem Zeichenapparat von C. Zeiss, Jena, angefertigt. Der Güte des Konservators Herrn Dr. A. Appellöf verdanke ich die Textfig. 2, 3 und 5, ferner die Fig. 4, 5 und 6 auf Tafel XVIII. Die in Textfig. 1 und Fig. 1 auf Taf. XVIII wiedergegebenen Photographien sind vom Konservator des Bergener Museums, Herrn James A. Grieg, aufgenommen worden.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Photographische Aufnahme eines Kiemenbogenendes mit Reusen. *K.B*, Kiemenbogen; *R*, Reusen; *K*, Kiemen.

Fig. 2. Die ganze isolierte Reuse in natürlicher Größe. *W.T*, Wurzelteil von **u**- oder halbmondförmiger Gestalt, mit zahlreichen Kanälchen am äußeren Rand; *R.Z*, Reusenzahn stark verlängert; *w.S*, weißliche Spitze desselben.

Fig. 3. Wurzelteil der Reuse in vierfacher Vergrößerung gezeichnet. Der Rand der äußeren Konvexität ist gezackt. Form, Größe und Anordnung der Kanälchen sind im helleren Abschnitt sichtbar. Dem dunkleren Teile gehören zahlreiche körnige Anhäufungen an, die als Pigment zu deuten sind.

Fig. 4. Einzelne Reuse in Verbindung mit der Kiemenbogenschleimhaut. *R.Z*, Reusenzahn ragt isoliert aus der Schleimhaut; *W.T*, Wurzelteil ist von der bindegewebigen Schleimhaut bedeckt und dient als Polster. Basalteil steht nicht in Verbindung mit dem Knorpel des Kiemenbogens. *E*, Epithel; *B.Sch*, Bindegewebige Schleimhaut.

Fig. 5. Eine Anzahl Reusen in Verbindung mit der bindegewebigen Schleimhaut. Seitliche Ansicht. Die einzelnen Reusenzähne stehen isoliert, glatte Oberfläche. Ihre Breite nimmt von der Basis zur Spitze hin ab. Das bindegewebige Polster schiebt sich zwischen die einzelnen Wurzelteile ein. *R.Z*, Reusenzahn; *Sch*, Schleimhaut; *K*, Kiemen.

Fig. 6. Verschiedene Reusen in Aufsicht. Dichte Anordnung; regelmäßiger, gleicher Abstand zwischen den einzelnen Reusen. In Richtung der Querachse durch die Kanten des Reusenzahnes keine Biegung oder Krümmung. Bezeichnungen wie vorher.

Fig. 7. Isolierte farblose Reuse vom Ende des Kiemenbogens in natürlicher Größe. Unterschied in der Farbe, Biegung des Reusenzahnes und Form des Wurzelteiles von den homologen größeren Gebilden, siehe Fig. 2.

Fig. 8. Isolierter Kieferzahn, vierfache Vergrößerung, in seitlicher Ansicht. *B.S*, Basalsockel mit Perforationen; *S.T*, Weißer Spitzenteil mit glatter Oberfläche.

Fig. 9. Teil eines Flächenschliffes durch den Wurzelteil; Abschnitt der inneren Konkavität. *V.P*, Verästelte Pulpahöhle; *D.I*, Dentininseln mit *d*, Dentinröhrchen; *R.K*, Randkanal der Pulpa; von seiner Wandung aus zahlreiche Dentinkanälchen = *D.K*; *S.D*, Schmelzartige Deckschicht; *P*, Pigment, hier eine besondere Zone bildend. Zwischen den Dentinröhrchen innerhalb der Grundsubstanz ist das Pigment auf dieser Zeichnung nicht dargestellt, damit die Deutlichkeit

des Verlaufs der Zahnbeinröhrchen nicht beeinträchtigt wurde. **Leitz**: Ocul. 1, Obj. 3.

Fig. 10. Teil der inneren Konkavität, aus Fig. 9 bei *D.K*, in stärkerer Vergrößerung; *P*, Pigment zwischen den Dentinröhrchen und am Grunde derselben; *D.K*, Dentinkanälchen; *W*, Wandung derselben; *A*, Anastomose zwischen benachbarten Kanälchen; A_1, Anastomose zwischen entfernteren. **Leitz**: Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 11. Längsschnitt durch den mittleren Teil eines Reusenzahnes. Bei *D.K* sind die Dentinkanälchen, im Querschnitt getroffen, kreisförmig; bei $D.K_1$ sind die Nebenkanälchen schräg angeschnitten. *W*, Wandung der Dentinröhrchen; *P*, Pigment, das ringartig in körnigen Komplexen die Zahnbeinkanälchen umlagert. **Leitz**: Oc. 3, Obj. 7.

Tafel XIX.

Fig. 12. Querschnitt durch die basale Partie eines mittelgroßen Reusenzahnes. Teil der Pulpa und des Hartsubstanzmantels ist sichtbar. *D.K*, Dentinkanälchen mit vorgelagerten Odontoblasten; *Pi*, Pigment innerhalb der Pulpa und im Dentin; *k*, Zellkerne im Anfangsteil eines Zahnbeinröhrchens; *Ar*, Arterie; *C*, Capillare; *BiB*, Bindegewebsbündel. **Leitz**: Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 13. Querschnitt aus derselben Region. Die Bindegewebsbündel haben sich zu einer Platte zusammengelegt; *B.P*, Bindegewebsplatte; *BiB*, Bindegewebsbündel; *Ar*, Arterie mit zahlreichen kernhaltigen Blutzellen; *Pi*, Pigment. **Leitz**: Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 14. Bindegewebsplatte lagert halbinselartig dem primären Dentinring an und wird zur Dentinplatte *D.P*; *P*, Pulpa; *Pi*, Pigment; *D.K*, Dentinkanälchen. **Leitz**: Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 15. *D.P*, Dentinplatte hat sich in den schmäleren Teil der Pulpa eingeschoben; die vor ihr lagernden Zellen beginnen ihre Tätigkeit als Odontoblasten, Kanälchen sind bereits auf der Platte sichtbar. *Pi*, Pigment; *D.K*, Dentinkanälchen; *Ar*, Arterie; *R.P*. Restpulpa mit Pigment und in Zerfall begriffenen Zellen und Kernen. **Leitz**: Oc. 3, Obj. 7.

Fig. 16. Teil eines Querschnittes durch den Wurzelteil. *G.D*, Gerüstaufbau des Dentins; *V.P*, Verästelte Pulpa mit pigment- und zellenreichem Gewebe; unterer Abschnitt der *EZ*, Epithelzapfen und Papillen, *Pa*; *Pi*, Pigment; *Bi*, Bindegewebe; *M*, Muskelschicht. **Leitz**: Oc. 1, Obj. 3.

Fig. 17. Flächenschliff durch die innere Konkavität des Wurzelteiles. *S.D*, Schmelzartige Deckschicht; *K.D*, Körnige Dentinschicht; *Pi*, Pigment; *D.K*, Dentinkanälchen; *r*, Rißstelle der schmelzartigen Deckschicht; *E*, Mündung eines Dentinröhrchens in der letzteren; bei *s* eine Stelle, wo die Dentinkanälchen in eine Richtung hin plötzlich umbiegen. **Zeiss**: homog. Immers. Komp.-Oc. 18; 4,0 mm Tubuslge. 160 mm, Apert. 0,95.

Die Regeneration des vorderen und des hinteren Körperendes bei Spirographis spallanzanii Viv.

Von

P. Ivanov
(St Petersburg).

(Aus dem zootomischen Laboratorium der Kaiserl. Universität zu St. Petersburg.)

Mit Tafel XX—XXII und 2 Figuren im Text.

Die Regeneration von *Spirographis* und überhaupt von solchen Polychäten, welche in selbstverfertigten Röhren eine sedentäre Lebensweise führen, bietet ein ganz besonderes Interesse, indem der innere Bau des Körpers dieser Tiere gewisse Eigentümlichkeiten aufweist, so z. B. besondere, im vorderen Körperabschnitt liegende Nephridien von außerordentlichen Dimensionen; äußerlich sind diese Anneliden ausgezeichnet durch die deutliche Differenzierung ihres geringelten Körpers in zwei Abschnitte: einen thoracalen und einen abdominalen.

Da der vordere Körperabschnitt bei sehr vielen freilebenden Polychäten und bei allen Oligochäten aus speziellen, nach Semper als Kopfsegmente bezeichneten Ringen besteht, war es von Interesse, klarzustellen, in welchem Verhältnis die thoracalen Segmente von *Spirographis* zu jenen Kopfsegmenten stehen. Diese Frage findet ihre erschöpfende Beantwortung durch das Studium der Regeneration des vorderen Körperendes bei dem genannten Polychäten.

E. Meyer, welchem wir die genauesten Angaben über den Körperbau von *Spirographis* und andern Sedentaria verdanken, unterscheidet hier drei Abschnitte: 1) den hinteren, abdominalen, aus einer unbestimmten Anzahl normal gebauter Segmente bestehenden Abschnitt, dessen Segmente wohl ausgesprochene Dissepimente, die üblichen Segmentalorgane usw. besitzen; der thoracale, meist mit weniger deutlich ausgesprochenen Dissepimenten versehene Abschnitt zerfällt in zwei Teile: 2) den vorderen thoracalen und 3) den hinteren thoracalen Abschnitt; und zwar wird die innere Höhle des gesamten thoracalen

Abschnittes durch ein muskulöses Diaphragma in zwei Räume getrennt: der vordere Thoracalraum ist der kleinere von beiden und besteht immer aus einer geringen Anzahl von Zoniten; er umfaßt in der Regel nur die dem Kopf und den kiementragenden Segmenten angehörige Partie der Leibeshöhle; der hintere Thoracalraum ist immer viel größer als der vordere und umfaßt stets eine ansehnliche, je nach den Gattungen und Arten verschiedene Zahl von Segmenthöhlen. Zum Verständnis des nachstehenden ist die Angabe des gleichen Autors von Wichtigkeit, wonach die Genitaldrüsen stets nur im abdominalen und im hinteren thoracalen Abschnitt angetroffen werden, dagegen nie im vorderen thoracalen Abschnitte vorkommen.

Speziell bei *Spirographis* besteht der vordere Thoracalabschnitt aus dem Mundsegment, dessen Prostomium an seinem Gipfel ein Paar großer, spiralig gewundener Kopfkiemen trägt, und den drei ersten borstentragenden Segmenten. Der hintere Thoracalabschnitt besteht aus den acht bis neun darauffolgenden Segmenten. Ihrem äußeren Bau nach sind die Segmente beider Thoracalabschnitte (das Mundsegment natürlich ausgenommen) einander fast ganz gleich und weisen gemeinsame Unterscheidungsmerkmale von den Segmenten des Abdominalabschnittes auf. So besitzen die drüsigen Bauchschilder der Segmente in den Thoracalabschnitten keine mediane longitudinale Wimperrinne (Kotfurche), wie sie dem abdominalen Abschnitt eigentümlich ist. Außerdem weisen die in beiden Thoracalabschnitten durchaus übereinstimmenden Parapodien hier einen Torus setigerus — das dorsale Parapodium — und eine Querleiste mit kleinen kammförmig angeordneten Häkchen (Torus uncinigerus) — das ventrale Parapodium — auf, während im Abdomen die Form Torus setigerus dem ventralen, die Form Torus uncinigerus dagegen dem dorsalen Parapodium zukommt, wobei letzterer im Abdomen stets kürzer ist als im Thorax. Von den inneren Organen ist ein Paar großer thoracaler Nephridien charakteristisch, welche sich durch beide thoracale Abschnitte hinziehen und vor dem ersten Abdominalsegment enden. Endlich sind die Abdominalsegmente stets mit großen Zellen, den »cellules graisseuses« (Cosmovici) angefüllt, welche nur ausnahmsweise und in verschwindend geringer Anzahl in beiden Thoracalabschnitten vorkommen.

Die Untersuchungen über die Regeneration von *Spirographis spallanzanii* wurden von mir auf der Neapeler Zoologischen Station ausgeführt. Als eine unumgänglich notwendige Maßregel für das Weiterleben des Wurmes nach erfolgtem Schnitt, erwies sich das Durchschneiden desselben mit der Röhre, und zwar in der Weise, daß das abgeschnittene Stück der Röhre auf dem entsprechenden Stück des Wurmes sitzen bleibt. Jedes Tier wurde in mehrere (fünf bis acht) Teilstücke zerlegt, allein nur solche Schnittstücke blieben am Leben und regenerierten mit Erfolg, welche ausschließlich aus abdominalen oder zum Teil aus abdominalen, zum Teil aus thoracalen Segmenten bestanden; ein abgeschnittener Thoracalabschnitt dagegen ging unweigerlich zugrunde, ebenso wie auch das allerhinterste Stück des Wurmes, welches aus noch nicht völlig entwickelten Abdominalsegmenten bestand. Die Regeneration solcher mittlerer Schnittstücke erfolgte ebensogut am vorderen wie am hinteren Ende, allein ziemlich langsam, indem sie erst nach 4—5 Wochen beendet war, während einige dieselbe begleitende Veränderungen am Vorderende noch bedeutend länger andauerten.

Bereits einen Tag nach der Durchschneidung war das Lumen der Röhre samt dem regenerierenden Wurme an beiden Enden von einer ringförmigen, halbdurchsichtigen, mit einer schmalen Öffnung versehenen Membran verschlossen, welche von den tubiparen Drüsen des Tieres hierher ausgeschieden worden war. Mit zunehmendem Wachstum beider Regenerate wurde diese Membran zuerst vorgestülpt und wuchs dann zusammen mit diesen weiter aus.

An dem Hinterende des Schnittstückes wurden stets nur typische Abdominalsegmente regeneriert, und zwar in Gestalt einer zugespitzten terminalen Anlage, welche allmählich von ihrem Gipfel neue Segmente in recht bedeutender Anzahl proliferiert. Am Vorderende dagegen wurden stets nur das Prostomium und die drei den Segmenten des vorderen Thoracalabschnittes entsprechenden Segmente regeneriert.

Der vordere Thoracalabschnitt wächst demnach bei der Regeneration unmittelbar auf den alten Abdominalsegmenten heran. Der hintere Thoracalabschnitt dagegen wird beträchtlich später gebildet, und zwar durch Verwandlung der acht bis neun vorderen abdominalen Segmente in thoracale, eine Erscheinung, welche von Vaney und Conte bei dem gleichen Wurm beschrieben wurde. Diese Verwandlung geht sehr langsam und allmählich von vorn nach hinten vor sich und macht sich hauptsächlich in der Umwandlung der für die Abdominalsegmente eigentümlichen in die entgegengesetzte, für die thoracalen Segmente charakteristische Anordnung der Parapodien geltend (Fig. 3). Was einen andern äußeren Unterschied der abdominalen von den thoracalen Segmenten betrifft, und zwar das Vorhandensein einer medianen Wimperrinne, welche die Bauchschilder in zwei Hälften trennt (Kotfurche), so bleibt nach den Beobachtungen von Vaney und Conte, sowie meinen eignen, diese Rinne bei der Umwandlung der Segmente unverändert; es ist daher sehr leicht auf Grund der Anwesenheit einer solchen Rinne auf den Thoracalsegmenten einen Wurm zu erkennen, welcher früher einmal regeneriert hat. Nur die Wimpern, welche die Kotfurche in den abdominalen Segmenten auskleiden, verschwinden in den thoracalen Segmenten vollständig.

Die Regeneration des vorderen Endes beginnt damit, daß die Wunde sich mit einem ectodermalen Epithel umkleidet, welches die bloßliegenden Organe in einer schwach vorgewölbten glatten Schicht bedeckt. Hierauf wird diese Vorwölbung etwas mehr vorgestülpt, und nach 5—6 Tagen erscheint auf ihrem äußersten Gipfel die Mundöffnung. Gleichzeitig mit dieser bildet sich an ihrem rechten und linken Rande, etwas dorsalwärts von der Mundöffnung, je ein kleiner konischer Vorsprung, dessen Gipfel etwas erweitert sind; an den Rändern dieser Erweiterungen der Vorsprünge treten nacheinander in immer anwachsender Zahl fingerförmige hohle Fortsätze auf; dies ist die Entstehungsweise der Kopfkiemen bei der Regeneration (Fig. 1 *k*). Weiterhin erfolgt eine Wucherung der anfänglichen Vorwölbung des Regenerates nach vorn, aus welcher die drei prothoracalen Segmente hervorgehen. Die Gliederung in Segmente läßt sich am besten an der Bauchfläche des Regenerates verfolgen, wo schon auf ziemlich frühen Entwicklungsstadien desselben paarige, den Bauchschildern der betreffenden Segmente entsprechende Verdickungen zu bemerken sind. Die Bauchschilder treten demnach auch in dem vorderen Thoracalabschnitt ursprünglich paarig auf und verschmelzen erst auf viel späteren Stadien der Entwicklung zu einem Schilde; bisweilen bleiben dieselben jedoch noch bis zu den spätesten Entwicklungsstadien getrennt (Fig. 2 *kr*). Die Entwicklung der Anlagen der Kopfkiemen läuft darauf hinaus, daß ihre apicale Erweiterung mit den Randfortsätzen zu breiten Plättchen auswächst, welche distalwärts schmäler sind, sich beide spiralig miteinander verschlingen und an ihrem äußeren Rande mit langen Kiemencirren besetzt sind.

Dieses sind die äußeren Vorgänge, welche die Regeneration von *Spirographis* begleiten. Wir wenden uns nunmehr den inneren und namentlich den histologischen Vorgängen zu, welche sowohl in den regenerierenden Teilen selbst, als auch in den aus abdominalen sich zu thoracalen verwandelnden Segmenten vor sich gehen.

In dem hinteren Regenerate, d. h. in der Anlage der neuen Abdominalsegmente, werden in der ventralen ectodermalen Wand zwei Nervenstämme angelegt, wobei die Ganglienanhäufungen sich von dem

Epithel nicht als kompakte Masse absondern (wie das bei einigen andern Anneliden vorkommt), welche sich späterhin zu Ganglien differenziert, sondern in Gestalt seitlich von der medianen Bauchlinie liegender, metamerer Gruppen, welche durch kleine Epithelbezirke, aus denen keine Ganglienzellen hervorgehen, voneinander getrennt sind. Bei fortschreitender Entwicklung ziehen sich diese Epithelbezirke in die Länge aus und stülpen sich seitlich von der Medianlinie vor, indem sie die Anlagen der Bauchschilder abgeben, während die zwischen ihnen gelegenen Gruppen von Ganglienzellen in zwei Ganglienanlagen zerfallen, von denen die vordere zum hinteren Spinalganglion des vorn gelegenen Segmentes, die hintere dagegen zum vorderen Spinalganglion des hinten gelegenen Segmentes wird. Die aus den ventralen Wandungen der einzelnen Segmente vorgestülpten Bauchschilder wuchern nach der Medianlinie zu und lassen hier nur eine schmale und tiefe Längsfurche — die Kotfurche — bestehen; durch solche Furchen sind die einzelnen Schilder auch in der Längsrichtung untereinander getrennt, und zwar nach den Querlinien, welche den Stellen der Bildung von Ganglienzellen entsprechen. In dem Epithel der Schilder entwickeln sich einzellige, nach innen wuchernde und die ursprüngliche Höhle der Ausstülpungen ausfüllende Schleimdrüsen. Der Boden der Kotfurche bedeckt sich um diese Zeit mit Flimmerhärchen, wobei man namentlich in den jüngeren Segmenten die eigenartige Anordnung dieser Härchen mit besonderer Deutlichkeit erkennen kann: dieselben bilden nämlich kein durchgehendes Wimperkleid, sondern wachsen büschelweise aus den Gipfeln von Zellen hervor, welche in sehr regelmäßigen Zwischenräumen unter den übrigen, nicht mit Flimmerhaaren versehenen Zellen des Epithels zerstreut liegen.

An den ventrolateralen Wandungen des Regenerates entstehen die Anlagen der Tori setigeri durch Hereinwachsen der Anhäufungen ectodermaler Zellen in das Innere des Körpers; dorsal von diesen Tori werden die Tori uncinigeri von länglichen Verdickungen des Ectoderms gebildet, aus deren Epithel unmittelbar eine Reihe von chitinösen Häkchen hervorgeht. Bei beiden Arten von Tori differenzieren sich unter den Epithelzellen große Chätoblasten, aus welchen einzelne Borsten oder Häkchen hervorwachsen, die jedoch in den ausgebildeten Parapodien ganz verschwinden, oder doch nur am Ursprung der Reserveborsten erhalten bleiben.

Der Darm im hinteren Regenerate wird durch Wucherung des Darmes der alten Segmente gebildet; nach außen bricht derselbe durch eine schwache Einstülpung des Ectoderms durch, welche auf der

Dorsalseite, fast am Ende des Regenerates, vor einem kleinen Endhöckerchen entsteht, der reich mit Schleimdrüschen besetzt ist.

In der Anlage der Abdominalsegmente werden typische Mesodermstreifen gebildet; dieselben entwickeln sich aus besonderen, ziemlich großen Ectodermzellen, welche ebenfalls unmittelbar vor dem Endhöckerchen des Regenerates auftreten, allein auf der ventralen Seite dieses letzteren, und sodann einzeln in die Leibeshöhle hereinwandern (Fig. 5 *kz*). Dieser Vorgang geht genau in der gleichen Weise vor sich, wie ich dies bei der Regeneration von *Nerine* beobachtet habe, nur mit dem Unterschied, daß diese Keimzellen der späteren Mesodermstreifen bei *Spirographis* in der ventralen Körperwand entstehen, nicht aber in der dorsalen Wand, in der Nähe der Analöffnung, wie dies bei der erwähnten Spionide der Fall ist.

Die Mesodermstreifen entwickeln sich nach und nach zu einer sehr großen Anzahl von Somiten. Die Wandungen dieser letzteren differenzieren sich zum Peritoneum der Dissepimente, zu Wandungen der Körperwand und des Darmes und zur Längsmuskulatur der Körperwand. Dem Darme liegt das Peritoneum nicht dicht an, sondern bleibt durch einen Blutsinus von demselben getrennt, welcher späterhin in die Darmcapillaren zerfällt.

Bereits in sehr jungen Segmenten kann man, namentlich an den Dissepimenten, die Abspaltung einzelner Peritonealzellen beobachten, welche sodann frei in der Leibeshöhlenflüssigkeit umherschwimmen. Als ein Ergebnis ihrer physiologischen Tätigkeit treten in dem Protoplasma derartiger lymphoider Körperchen Einschlüsse auf, unter anderm auch Fetttröpfchen (dieselben werden von Osmiumsäure schwarz gefärbt); bei der Anhäufung solcher Einschlüsse nehmen die Zellen stark an Umfang zu, erhalten eine regelmäßige eiförmige Gestalt und verwandeln sich auf diese Weise in Fettzellen (»cellules graisseuses«), welche die Höhle des Segmentes im reifen Zustande dicht anfüllen. Bisweilen kann man solche Fetteinschlüsse sogar in den Zellen des Peritoneum an den Dissepimenten junger Segmente beobachten. Aus den Peritonealzellen der Dissepimente in der Nähe der Körperwand dagegen bilden sich die Segmentalorgane, welche bei *Spirographis* nur durch die ohne drüsigen Nephridialkanal, direkt nach außen mündenden Wimpertrichter vertreten sind.

Das Vorderende.

Die Entstehung des Mesoderms und dessen erste Entwicklungsstadien.

In dem vorderen Regenerat, aus welchem die drei vorderen Thoracalsegmente hervorgehen, verlaufen die Vorgänge bei der Anlage der Gewebe und Organe in vielen Beziehungen auf andre Weise als in dem hinteren Regenerate. Vor allem differenzieren sich hier keinerlei spezielle Keimzellen zur Bildung des cölomialen Epithels, wie dies unter den ectodermalen Zellen am Ende des hinteren Regenerates der Fall ist. Noch auf sehr jungen Stadien, wo das vordere Regenerat nur durch eine Schicht des jungen Epithels repräsentiert ist, welches die Wunde umhüllt, beginnen sich unter dieser Schicht einzelne kleine Zellen mit länglichen Kernen und mit den übrigen Zellen anastomosierenden Fortsätzen anzusammeln. Diese Zellen sind zweierlei Ursprunges. Zum Teil treten sie aus dem umgebenden Bindegewebe und aus der Längsmuskelschicht der alten Segmente in die Höhle des Regenerates über, indem sie bei dieser Lostrennung von dem sie hervorbringenden Gewebe eine gewisse Dedifferenzierung erfahren, welche durch eine geringe Vergrößerung des Kernes und das Auftreten eines oder mehrerer Kernkörperchen in demselben zum Ausdruck gelangt; ein andrer Teil dieser Zellen geht aus dem jungen ectodermalen Epithel hervor, jedoch nur in den allerfrühesten Entwicklungsstadien dieses letzteren. Gerade zu der Zeit, wo die Ectodermschicht eben erst die ganze Wunde überzogen hat, erweist sie sich auf Schnitten als sehr dünn und fast überall als aus nur einer einzigen Schicht von Zellen bestehend; dabei hat sie ihren ursprünglichen Charakter eines Cylinderepithels eingebüßt, indem die Zellen ohne jede Regelmäßigkeit und mit ihren Längsachsen in allen möglichen Richtungen angeordnet liegen. Die einzelnen Zellen dieser Schicht treten meist ganz (eine Teilung ist bei ihnen um diese Zeit noch fast gar nicht zu bemerken) heraus und sinken in die Höhle des Regenerates, wobei ihr Protoplasma sich zu schwanzartigen, am Ende dünner werdenden Fortsätzen auszieht (Fig. 6 *Mz*). Das Heraustreten der Zellen erfolgt ohne bestimmte Ordnung und hört ganz auf, sobald die Ectodermschicht infolge der beginnenden Vermehrung der übrigen Zellen von neuem den Charakter eines nunmehr dicken, stellenweise mehrschichtigen und kompakten Epithels mit großen länglichen Kernen annimmt, in welchen stets Teilungsstadien zu bemerken sind, und das Regenerat zu wachsen beginnt. Von dieser Zeit an unterscheiden sich die in die Höhle des Regenerates eingedrungenen Zellen schon ihrem äußeren Aussehen nach sehr deutlich von den Zellen der äußeren Wand des Regenerates, welche sich in der oben angegebenen Weise verändert haben, und die Wucherung des neugebildeten mesodermalen Gewebes ist nunmehr schon das Ergebnis einer selbständigen Vermehrung seiner Zellen. Bis zu ziemlich späten Stadien der Regeneration schließen sich diesen letzteren immer noch die oben erwähnten Zellen aus den alten mesodermalen Geweben an. Infolge der völligen Übereinstimmung beider Arten von Zellen läßt es sich auf diesen Stadien unmöglich feststellen, welchen Ursprunges die im Regenerat vorwiegenden Zellen sind und ob jede der beiden Zellarten späterhin bestimmten Geweben ihren Ursprung gibt, oder ob an deren Bildung beide Zellarten gemeinsam Anteil nehmen.

Die neuen mesodermalen Elemente bilden zunächst ein ungeordnetes lockeres Gewebe sowohl in dem ursprünglichen Teil des vorderen Regenerates, als auch in allen seinen hohlen, endständigen Anhängen und Fortsätzen, d. h. in dem Prostomium, den Anlagen der Kopfkiemen u. dgl. m.; überall in diesem Gewebe sind Lacunen mit Blutflüssigkeit vorhanden, welche namentlich am Anfang der Regeneration fast ohne alle Regelmäßigkeit zerstreut liegen, jedoch untereinander in Verbindung stehen (Fig. 8 u. 11). Sodann zieht sich infolge des Anwachsens des Regenerates das lockere mesodermale Gewebe in die Länge, die Hohlräume desselben erweitern sich, und die sie trennenden Brücken und Anastomosen ordnen sich in Gestalt mehrerer regelmäßiger Systeme an, welche aus vorwiegend quer zur Achse des Körpers gestellten Querwänden bestehen (Fig. 9 u. 28); noch später vereinigen sich die Elemente eines jeden solchen Systems zu einer zweischichtigen Scheidewand, welche eines der Dissepimente des vorderen Thoracalabschnittes darstellt. Die Bildung dieser Dissepimente erfolgt successive von hinten nach vorn, so daß zuerst das allerhinterste Dissepiment zur Bildung gelangt, worauf die nach vorn zu liegenden Dissepimente auf demselben Wege entstehen. Gleichzeitig tritt ein Teil der Mesodermmasse zu den Darmwandungen und zur Körperwand, indem er hier eine dichte Schicht bildet, aus welcher die Längsmuskulatur sowie das Peritoneum der erwähnten Teile des Regenerates hervorgehen.

Auf denjenigen Stadien der Regeneration, wo die Anlage der ersten seitlichen Vorsprünge auf den Anlagen der Kopfkiemen beginnt, ist der Bau des vorderen Regenerates von *Spirographis* sowie der Verlauf seiner inneren Entwicklung namentlich auf medianen Sagittalschnitten durchaus den Bildern ähnlich, wie sie auf den entsprechenden Schnitten bei den Spionidae und bei verschiedenen Oligochäten beobachtet werden. Die Mundeinstülpung befindet sich auf diesen Stadien auf der ventralen Seite, und über derselben erhebt sich ein ziemlich gut entwickeltes Prostomium (Fig. 7). An die Mundeinstülpung stößt das vordere Ende des alten Darmes. Die Mesodermmasse hat im Prostomium dasselbe Aussehen wie in dem entsprechenden Teile des

Regenerates von *Nerine*, d. h. es besteht aus unregelmäßigen Querbrücken; die Entwicklung der Mesodermmasse in den hinteren Teilen des Regenerates sowie die Differenzierung der Dissepimente erfolgt, wie oben beschrieben wurde, auf demselben Wege wie die Entwicklung der Dissepimente in den Kopfsegmenten von *Nerine*. An der vorderen Wand des Prostomium liegt die Anlage des Oberschlundganglions, welche aus den Zellen des ihr unmittelbar anliegenden Bezirkes des ectodermalen Epithels hervorgeht.

Auf späteren Stadien der Regeneration weicht deren Verlauf bereits beträchtlich von dem für die übrigen Polychäten charakteristischen Typus ab, indem sie zur Bildung der eigenartigen Gestalt des Vorderendes einer sedentären Annelide, sowie zum Auftreten von specifischen Anpassungen an eine sedentäre Lebensweise führt.

Da diese Eigentümlichkeiten der Entwicklung auch die Gewebe des Körperinnern berühren, so wollen wir, vor der Besprechung des weiteren Schicksals der mesodermalen Produkte des vorderen Regenerates, den Entwicklungsgang derjenigen Teile betrachten, welche die Veränderung der äußeren Gestalt dieses Regenerates hervorrufen.

Die äußere Entwicklung des Prosoma.

Das Bild, welches sich uns auf einem medialen Sagittalschnitte durch die Mundeinstülpung darbietet, bleibt einige Zeitlang unverändert, indem sogar die dorsale und die ventrale Wand in der Fläche des Stomodäum fast gar nicht nach vorn auswachsen. Infolgedessen werden sie bald von den die innere laterale und die seitliche Oberfläche des Regenerates bildenden Wänden im Wachstum überholt, so daß eine von den Seiten zur Mundöffnung hin schräge Neigung der vorderen Regeneratwand entsteht (Fig. 2). Als äußere Ränder dieser Einsenkung, von der rechten und linken Seite her, dienen die inneren Ränder der Kopfkiemenanlagen, während sie dorsal von dem Rand des Prostomium begrenzt wird und ventralwärts offen liegt, wobei sie in eine schwache, aber breite längsgerichtete Aushöhlung hinter der Mundöffnung übergeht. Auf dem Grunde dieser Aushöhlung, in der Höhe des Gehirns, treten seitlich zwei ectodermale Einstülpungen auf, welche, zuerst horizontal verlaufend, später in der Richtung nach den Anlagen der Kopfkiemen tiefer werden; diese trichterförmigen Einstülpungen stellen die sog. Stirneinsenkungen (E. Meyer) dar (Fig. 8, 9 u. 12 *se*).

Hierauf beginnt die Entwicklung der ventralen Wandung des Regenerates, welche jedoch nur in den beiden Ectodermstreifen vor sich geht, welche zu den Seiten der oben erwähnten longitudinalen

Rinne dieser Wandung hinter dem Munde liegen. Auf einem Sagittalschnitt sieht man, daß diese Streifen von den inneren Rändern der Bauchschilder der alten Segmente ausgehen, wobei sie an dem Gipfel des Regenerates von den querverlaufenden Stirneinsenkungen unterbrochen werden (Fig. 8 *se*). Ganz zuerst erscheint fast auf der Mitte dieser Streifen, etwas näher vom distalen Ende, ein Paar querliegender Vorsprünge, welche in Gestalt von Ecken auf der ursprünglich runden Oberfläche des Regenerates hervorragen (Fig. 9 *kr*). Ein jeder dieser Vorsprünge wächst sodann mit seinem Rande nach vorn und nimmt das Aussehen einer dicken Querfalte des ectodermalen Epithels mit anliegenden Mesodermzellen und im Innern verlaufenden Blutgefäßen an. Diese Falte ist die Anlage des neuralen Kragenlappens, welche den vorderen Rand der zukünftigen drei prothoracalen Segmente darstellt; auch diese letzteren kann man schon in Gestalt zweier schwacher metamerer Verdickungen hinter der Falte erkennen, welche untereinander, von der Falte und von den alten Segmenten durch drei schwache Einschnürungen abgegrenzt sind (Fig. 9). Auf der erhabenen Oberfläche der Verdickungen tritt eine flache Anschwellung des Epithels auf, wodurch die Einschnürungen noch schärfer hervortreten und bei dem ferneren Wachstum dieser Verdickungen mit flacher Oberfläche das Aussehen schmaler und tiefer Querfurchen annehmen; aus demselben Grunde wird die breite, ursprüngliche longitudinale Rinne, welche die Verdickungen paarweise voneinander scheidet, ebenfalls tief und schmal und bleibt bei einigen Exemplaren als rinnenförmige Kotfurche bestehen, während sie bei andern Exemplaren, infolge Wucherung eines jeden Paares von Verdickungen nach der medianen Längslinie hin, gänzlich verschwindet, während die paarigen Verdickungen untereinander zu unpaaren verschmelzen.

Auf diese Weise entstehen die beiden Paare von Bauchschildern oder die zwei Bauchschilder des vorderen Thoracalabschnittes. Sie erscheinen als hohle Fortsätze der Haut, in welchen mesodermales Gewebe und Blutgefäße locker in Gestalt von vertikalen Querbrücken angeordnet liegen; allein sofort nach dem Entstehen der erwähnten epithelialen Anschwellungen beginnen aus diesen letzteren einzelne Epithelzellen in die Höhle überzutreten, welche späterhin das Aussehen einzelliger Schleimdrüsen annehmen; auf reifen Stadien füllen diese Zellen die Höhle eines jeden Bauchschildes ganz aus. Eine ebensolche epitheliale Anschwellung tritt auch an der unteren Fläche der Anlagen des Kragenlappens auf, deren innere Höhle späterhin ebenfalls von Drüsenzellen angefüllt wird, was darauf hinweist, daß die untere Fläche dieser Lappen den Bauchschildern der übrigen Körpersegmente durchaus entspricht, welche hier nur eine eigenartige Ausbildung erfahren haben. Auf eine solche Homologie wurde schon von E. Meyer hingewiesen, welcher in dem gesamten Kragenlappen ein in der Mitte durchgebogenes Bauchschild erblickt.

Die paarweise Verschmelzung der Bauchschilder des prothoracalen Abschnittes, wie auch der Kragenlappen findet aus dem Grunde statt, weil ihre Oberflächen, welche in jedem Paar einander zugewendet sind, ebenfalls epitheliale Anschwellungen hervorbringen, aus denen einzelne Zellen auswandern und kleine Schleimdrüsen bilden; letztere werden von andern, von der Ventralfläche des Schildes gebildeten einzelligen Schleimdrüsen zurückgedrängt und sammeln sich hauptsächlich über der medianen Furche an. Hierdurch wird ein Ausgleichen dieser Furche bedingt, sowie eine Erweiterung des gesamten drüsigen Bauchgürtels, indem die ganzen Bauchschilder der prothoracalen Segmente stets breiter sind als jedes Paar der dahinter liegenden Schilder.

Es muß hier noch hervorgehoben werden, daß, während die neuralen Kragenlappen bei der embryonalen Entwicklung, nach den Angaben E. Meyers, in Gestalt einer unpaaren Anlage entstehen, dieselben bei der Regeneration stets, gleich den Bauchschildern, paarig angelegt werden und erst später miteinander verwachsen; es ist übrigens nicht ausgeschlossen, daß wir es in diesem Falle mit einer cänogenetischen (vielleicht atavistischen) Komplikation der Regeneration gegenüber der embryonalen Entwicklung zu tun haben.

Auf früheren Stadien der Regeneration liegen auf der Oberfläche sowohl der beiden longitudinalen Bezirke, aus welchen späterhin die Bauchschilder und der Kragen gebildet werden, als auch der dieselben trennenden Einsenkung einzelne Büschel von Wimperhaaren zerstreut angeordnet; von diesen Büscheln gehört ein jedes einer besonderen Epithelzelle an, und dieselben stimmen genau mit denjenigen Büscheln von Wimperhaaren überein, welche in der Kotfurche der reifen Abdominalsegmente angetroffen werden. Mit dem Auftreten von epithelialen Anschwellungen an den Stellen der zukünftigen Bauchschilder verschwinden die Bündel hier und bleiben nur in der zwischen diesen Anschwellungen verlaufenden medianen Längsfurche bestehen; auch hier verschwinden sie mit der Zeit, sobald die paarweise Verschmelzung der Bauchschilder beginnt. Ebensolche Büschel, nur in geringerer Anzahl, finden sich in der Längsaushöhlung auch vor den Anlagen der Kragenlappen bis zu der Mundöffnung hin; hier verschwinden sie ebenfalls mit der Zeit und werden durch einen ununterbrochenen, fast dem gesamten Prosoma eigentümlichen Wimperbelag ersetzt.

Mit dem Auftreten der faltenförmigen Anlage des Kragenlappens beginnt der vor derselben gelegene Abschnitt der Regeneratwandung, indem er von der Anlage fortrückt, jederseits in Gestalt eines deutlicheren Vorsprunges nach vorn vorzuragen. Diese Vorsprünge liegen zu beiden Seiten der Mundöffnung und reichen mit ihren Gipfeln nur wenig unterhalb des Niveaus des unteren Randes der Mundöffnung, allein viel weiter als diese letztere, indem sie sich nach vorn fast bis zur vorderen Wand des Prostomiums erstrecken. Auf den Gipfeln dieser Vorsprünge bildet sich das zweite Paar von Querfalten (Fig. 9 u. 10 *ul*), welche mit ihrem Gipfel ebenfalls nach vorn und dabei etwas schief gerichtet sind, indem sie von der Mitte des Regenerates der Bauchwand unter einem unbedeutenden Winkel zur ersten Querfalte verlaufen; sie sind länger als diese letztere, indem sie mit ihrem äußeren Ende weiter zur Seite reichen, mit dem inneren Ende dagegen bis zur ventralen Längsrinne (Fig. 2 *ul*). Späterhin wächst dieses zweite Paar immer mehr über die Oberfläche des Regenerates hervor, indem es das Aussehen eines dünnen, zweischichtigen, eine unbedeutende Anzahl mesodermaler Zellen enthaltenden Plättchens annimmt; nach den Seiten hin erstreckt es sich schon bis zu der Basis der Kopfkiemen, wird aber in der Richtung nach der Längsrinne nicht mehr breiter, sondern biegt parallel zu derselben nach hinten um und erreicht mit seinem Ende die Anlage des Kragenlappens. Der letztere, d. h. der in der Längsrichtung verlaufende Teil der Falte, ist beträchtlich dicker als der querverlaufende Teil und enthält eine bedeutende Anzahl von mesodermalen Brücken und von Gefäßen. Diese paarigen Falten repräsentieren in ihrem vorderen Teil die Anlage der unteren Lippe, welche im erwachsenen Zustand in der Mitte gespaltet ist.

Zu gleicher Zeit entsteht auch die Anlage der oberen Lippe, und zwar ebenfalls aus zwei Hälften, was durch die Entwicklung der Stirnfalten, welche die untere Wandung einer jeden der beiden Stirneinsenkungen bilden, bis zu deren Vereinigung am oberen Rande der Mundöffnung bedingt wird (Fig. 9 *ol*).

Inzwischen schreitet das Wachstum des ganzen Regenerates fort, wobei das Wachstum nach dessen distalen Ende zu im Vergleich zum proximalen Ende allmählich immer rascher vor sich geht. Als Resultat eines solchen ungleichmäßigen Wachstums ergibt sich erstens der Umstand, daß die beiden ersten Segmente, welche beim Beginn der Regeneration schmäler waren als das hintere, mit seinen Wandungen unmittelbar aus den Wandungen der alten Segmente hervorgehende Segment, demselben allmählich an Breite und Länge gleich kommen. Zweitens ergeben sich besondere Veränderungen in dem vor den Kragenlappen gelegenen Gebiete. Diese bestehen darin, daß die oben erwähnten seitlichen Vorsprünge der vorderen Wand des Regenerates mit den Lippenfalten, sowie der hinter dem hinteren Rand des Mundes gelegene Bezirk der Bauchwand beträchtlich nach vorn zu anwachsen, wobei letzterer, indem er etwas zusammengedrückt wird, das Prostomium im Wachstum überholt, so daß die Mundöffnung nunmehr sogar in einigermaßen dorsaler Richtung nach außen mündet; immerhin ragen die seitlichen Vorsprünge, welche ebenfalls in ihrer ganzen Oberfläche vom Kragen bis zur Mundöffnung etwas komprimiert erscheinen, trotzdem noch über den vorderen Rand des mittleren Bezirkes hervor. Hierdurch ergibt sich nachfolgendes Bild. Der Mund befindet sich am Gipfel eines nach seinem Ende zu schmäler werdenden Vorsprunges, des Mundkegels (Fig. 9 *r*), welcher mit seiner ventralen Hälfte nach vorn ziemlich beträchtlich über den Kragen vorragt, mit seiner dorsalen Hälfte dagegen dem Prostomium und der Basis der Kopfkiemen beinahe bis zum Gipfel anliegt. Die Mundöffnung ist nur dorsalwärts von der oberen Lippe begrenzt, welche dieselbe von den Stirneinsenkungen scheidet, lateral dagegen und ventralwärts ragt der Rand des Stomodäum frei hervor, indem die Lappen der unteren Lippe in einiger Entfernung von demselben verlaufen.

Gleichzeitig mit der Wucherung dieses Mundkegels geht auch die Entwicklung des Darmes in den prothoracalen Segmenten vor sich, und zwar als das Resultat einer Längswucherung der ursprünglichen Ectodermeinstülpung, welche nunmehr mit ihrem Boden bereits mit dem Darm der alten Segmente in Berührung kommt. Der prothoracale Darmabschnitt erweist sich demnach als rein ectodermalen Ursprunges. Eine derartige Entwicklung des Stomodäum, welche bei *Nerine* zum Beispiel nur in einer kleinen Einstülpung zum Ausdruck gelangt, läßt sich wahrscheinlich durch die Gemeinschaftlichkeit der Funktionen seines Epithels mit dem Epithel des ganzen perioralen Bezirkes der Kopfkiemen erklären: hier wie dort ist es ein Flimmerepithel und dient unter anderm dazu, die im Wasser enthaltenen Nährsubstanzen durch den von den Kiemen und Lippen gebildeten Trichter in die Tiefe der Mundhöhle hineinzutreiben.

Die ventrale, freie Hälfte des Mundkegels enthält in ihrer inneren Höhle zwischen Ectoderm und Darm ein ebensolches mesodermales Gewebe in Gestalt von Querbrücken, wie es in den Bauchschildern der übrigen in Regeneration begriffenen Segmente beobachtet wird, bevor sich daselbst in seinen Höhlen Schleimdrüsen gebildet haben. Dieses Gewebe umwächst, gleich dem Mesoderm des gesamten prothoracalen Abschnittes, den Darm ganz dicht, ohne einen periintestinalen Blutsinus und Capillaren zu bilden, wie sie für den postthoracalen und den abdominalen Abschnitt charakteristisch sind.

Die Anhäufungen von Mesodermzellen, welche in der Scheitelecke des Prostomium über dem oberen Schlundganglion liegen und sich seitwärts bis zur Basis der Anlagen der Kopfkiemen fortsetzen, verwandeln sich in das knorpelige Stützgewebe der Kiemen (Fig. 9 u. 19 *Kn*); dieser Prozeß geht in der Weise vor sich, daß um eine jede solche Anhäufung herum eine knorpelige Substanz ausgeschieden wird und alle diese kleinen Knorpelbezirke zu einem kompakten Knorpel zusammengepreßt werden, welcher bogenförmig das obere Schlundganglion überspannt und fast die ganze Basis der Kopfkiemen, bis zum Übergang ihres ventralen Abschnittes in den Mundkegel, einnimmt.

Die Längsmuskulatur, welche in dem prothoracalen Abschnitt, ebenso wie in allen übrigen Teilen des Körpers, in Gestalt zweier dorsaler und zweier ventraler Muskelstämme angeordnet ist, setzt sich auch in den Mundkegel fort.

Die dorsalen Stämme befestigen sich, ohne auf ihrem gesamten Verlaufe die horizontale Lage einzubüßen, mit ihrem vorderen Ende an dem Kiemenknorpel; die ventralen Stämme dagegen verlaufen zuerst in der gleichen Richtung bis zum Kragen und entfernen sich dann im Mundkegel unter einem Winkel von der ventralen Körperwand (Fig. 9 *lm*), indem sie ihren Verlauf nach dem ventralen Teile des Kopfkiemenknorpels nehmen, an den sie auch anwachsen. Die funktionelle Bedeutung der letzteren beiden Muskelstämme besteht wahrscheinlich darin, daß der Kiemenapparat bei der Kontraktion des ganzen Körpers und dem Sichzurückziehen des Wurmes in die Röhre, sich etwas nach den ventralen Kragenlappen neigt; infolgedessen können die nun nach vorn gerichteten Kiemen, welche im Ruhezustand in bezug auf die Längsachse des Tieres etwas nach hinten gerichtet sind, ungehindert in die Öffnung der Röhre eintreten. Daß die dorsalen Muskelschichten im gegebenen Falle dieser Bewegung nicht als Antagonisten entgegenwirken können, geht schon daraus hervor, daß sie in ganz gerader Linie verlaufen; auch kann sich die dorsale Seite des Kiemenapparates bei einer derartigen Kontraktion wegen der Konfiguration der demselben von hinten anliegenden Teile des Körpers nach keiner Richtung hin biegen.

Das Nervensystem.

Von dem Moment des Anfanges der Regeneration der prothoracalen Segmente, beginnen zwei parallele Nervenbündel vom vorderen Ende des paarigen Bauchstammes der alten Segmente in das vordere Regenerat hereinzuwachsen. Diese, die Lage des zukünftigen Bauchnervenstammes der drei neu zu bildenden Segmente angebenden Bündel verlaufen anfangs parallel der ventralen Wand des Regenerates, allein näher zu dessen Gipfel hin entfernen sie sich etwas von ihr (Fig. 21 *anf*), indem sie gleichzeitig einigermaßen lateral nach den Seiten der Mundeinstülpung auseinander weichen. Während der ventrale Nervenstamm in dem hinteren Regenerate in der Masse selbst der ventralen ectodermalen Wand angelegt wird und erst späterhin sich über dieselbe hervorhebt, liegt seine früheste Anlage im vorderen Regenerat, in Gestalt der erwähnten Faserbündel, von allem Anfang an etwas von dem Ectoderm entfernt, weshalb auch die Entwicklung dieses Nervenstammes hier einen andern Verlauf nimmt. Die Nervenzellen treten einzeln aus dem Bauchepithel heraus und wandern nach den primären Bündeln hin, die sie allmählich einhüllen; hier lassen sie darauf neue Nervenfasern entstehen, so daß die Bündel allmählich immer dicker werden, zwei massive Stämme bilden und durch Quercommissuren miteinander in Verbindung treten. Anfänglich liegen die Nervenzellen als ziemlich gleichmäßige Schicht an der Peripherie dieser Stämme und schließen sich erst viel später zu Spinalganglien zusammen. Letztere sind sowohl größer, wie auch einander in der Längsrichtung mehr genähert als die Ganglien der übrigen Segmente.

Das Heraustreten der ectodermalen Zellen aus dem Epithel behufs Bildung von Nervenzellen des Bauchstammes erfolgt in den gleichen beiden Längsstreifen, aus welchen später die beiden paarigen Bauchschilder hervorgehen. In dem Kragenlappensegment schieben sich die Ectodermzellen auch noch aus dem Boden der beiden einspringenden seitlichen Falten der Anlagen dieser Lappen hervor.

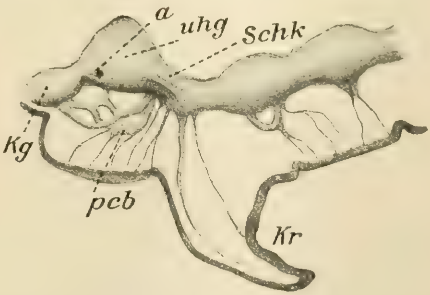
Die von dem alten Bauchstamme nach vorn hervorwachsenden Nervenfaserbündel wenden sich, nachdem sie den vorderen Rand des Kragensegmentes erreicht haben, später etwas nach oben hin, und zwar zuerst parallel der etwas aufwärts umgebogenen ventralen Wandung des oben beschriebenen Mundkegels; noch später aber verlaufen sie, noch weiter von dieser Wandung weg nach oben abbiegend, zu der Anlage des Gehirns; gleichzeitig treten die Bündel nach den Seiten zu etwas auseinander, indem sie die stomodäale Einstülpung lateral umgehen. Kurz vor dem Kragensegment trifft ein jedes dieser zwei Nervenfaserbündel mit einem neuen Faserbündel, welches von dem Supraösophagealganglion nach unten und hinten wächst, zusammen, verschmilzt aber mit seinen Fasern nicht mit diesem letzteren, sondern verläuft parallel und über demselben, wodurch denn auch wahrscheinlich seine Abweichung nach oben bedingt wird (Fig. 21 *anf* u. *jnf*). Auf diese Weise werden die Schlundcommissuren anfänglich der Länge nach und etwas schräg gespalten. Eine charakteristische Eigenschaft derselben ist auch das Vorhandensein einer Schicht sie bedeckender Ganglienzellen, welche auch in diese Längsspaltung hereinreicht; eine solche Zwischenschicht von Zellen innerhalb der Commissur weist auch auf älteren Stadien noch auf deren Bildungsweise hin (Fig. 10).

Die gesamte Gehirnmasse entsteht aus Ectodermzellen, welche von dem Epithel der vorderen Prostomiumwand in die Leibeshöhle hereinwandern. Diese ganze vordere Wand ist direkt über der Mundöffnung beträchtlich verdickt und besteht aus in die Länge ausgezogenen Zellen. Bereits auf sehr frühen Stadien beginnen aus den fast in deren Mitte, nur etwas näher von ihrem oberen Rande liegenden zwei Abschnitten dieser Wand, Ectodermzellen in die Höhle des Prostomiums zu wandern, welche ihren Weg etwas nach unten, nach der vorderen Schlundwand hin, nehmen und sich hier zu der paarigen Anlage des Paares von oberen medianen Ganglien (nach der Terminologie von E. Meyer) zusammensetzen (Fig. 11 *omg*). Etwas später, wenn diese erste Anlage sich bereits in beträchtlichem Maße (mit Ausnahme ihres unteren Randes) von den erwähnten paarigen Bezirken des ectodermalen Epithels differenziert hat, beginnt der Eintritt von Zellen aus dem kleinen, an diesen letzteren von oben anstoßenden Bezirk. Nachdem die Zellen diesen Bezirk verlassen haben, kriechen sie über die Anlage der oberen medianen Ganglien hinweg (Fig. 14, 15 u. 20 *ohg*).

Schließlich wuchert etwas unterhalb des Niveaus der oberen medianen Ganglien ein schmaler Querbezirk der vorderen Prostomiumwand nach beiden Seiten hin; infolge dieser Wucherung biegt sich das Epithel an dieser Stelle in Gestalt einer einspringenden, etwas nach oben umgebogenen Falte unter beide Anlagen der Kopfkiemen um. Auf diese Weise entstehen die oben erwähnten Stirneinsenkungen, welche mit ihrem verschmälerten Grunde nach den Seiten der ersten Anlage der Kopfganglien hin auseinander treten. Von dem allerersten Auftreten dieser Falten angefangen, beginnen von deren Grunde und zum Teil auch von deren Seitenwandungen einzelne Zellen in die Höhlung des Kopfes zu wandern (Fig. 8, 9, u. 10 *stna*); aus diesen Zellen werden alle übrigen Teile der periösophagealen Nervenmasse gebildet, und zwar die gangliösen Anhäufungen an den Nervenstämmen der Kopfkiemen, ein Paar seitlicher unterer Ganglien und ein Paar seitlicher hinterer Ganglien. Außerdem verbreiten sich Zellen von der gleichen Stelle aus auch noch weiter fort, indem sie Ganglienzellen ihren Ursprung geben, welche auf jungen Entwicklungsstadien des Nervensystems auf der Oberfläche und innerhalb der periösophagealen Commissuren sowie auf den paracerebralen Bogen liegen (Fig. 10).

Indem der Boden der Stirneinsenkungen sich später in die Augen umwandelt (Fig. 12 *a*), so entstehen naturgemäß von hier aus auch die optischen Centren des Gehirns. Dieselben entstehen gleichzeitig mit dem Auge selbst, da nach dem Austritt der zukünftigen Nervenzellen aus einem bestimmten Endbezirk des Bodens der frontalen Einstülpung letztere nur noch aus einer Schicht von Zellen besteht (während in den übrigen Teilen der Einsenkung das Epithel mehrschichtig ist), deren Protoplasma etwas aufgequollen und hell erscheint und deren Kerne etwas nach der Basis der Zelle hin verschoben sind. Das ganze Ende der Einstülpung wird hierbei etwas aufgeblasen, während in ihrem einschichtigen, der äußeren Oberfläche des Gehirns zugewendeten Bezirk Pigmentkörnchen auftreten (Fig. 13 *apw*).

Es muß hier noch bemerkt werden, daß an der Bildung der Ganglienzellen der Schlundcommissuren auch einige Bezirke von ectodermalen Zellen aus der benachbarten ventralen Wand des Regenerates teilnehmen, d. h. aus der Wandung des oben beschriebenen Mundkegles, und zwar aus dessen hinterem Abschnitte. Der Austritt dieser Zellen erfolgt auf jungen Stadien der Regeneration, wo die Commissuren noch ziemlich nahe der ventralen Wand des betreffenden Teiles des Regenerates liegen (Fig. 10); mit ihrer Entfernung von letzterer bleibt zwischen beiden eine Verbindung in Gestalt von vier Nerven bestehen, welche paarweise einer hinter dem andern von der ventralen Oberfläche einer jeden Commissur nach dem Epithel des hinteren Teiles des Mundkegels verlaufen. Ein gleicher Austritt von Zellen nach dem Nervensystem hin



Textfig. 1.
Schlundcommissur (*Schk*), Paracerebralbogen (*pcb*) und die Nerven des Mundkegels; *Kg*, Kiemenganglion; Auge (*a*), unteres hinteres Ganglion (*uhg*), Kragenlappen (*Kr*).

findet auch in dem mittleren Teil des letzteren statt; allein hier lagern sich die Zellen nicht auf die Commissuren, indem an dieser Stelle bereits die Loben des zukünftigen Gehirns liegen, sondern auf die lateralen Verzweigungen der commissuralen Bündel von Nervenfasern. Diese Verzweigungen beginnen gleich hinter dem Gehirn in Gestalt je zweier divergierender Nervenstämmchen von den Commissuren auszugehen, welche unterhalb des Gehirns nach vorn verlaufen, untereinander vermittels massiver Anastomosen in Verbindung stehen und schließlich zu einer Wurzel vereinigt von unten her in das periphere Ganglion der Kopfkiemen einmünden. Wie dies auch bei den Commissuren an der Eintrittsstelle der ectodermalen Zellen aus der ventralen Wand des zukünftigen Rostrums der Fall ist, bewahrt auch hier einer der anastomosierenden Stämme, welche als untere paracerebrale Bogen bezeichnet werden können, noch späterhin seinen Zusammenhang mit dem ventralen Ectoderm, und zwar in Gestalt von drei hintereinander an dem Bogen einer jeden Seite entspringenden Nerven. Allein ebenso wie dies bei den Commissuren sowie bei den von Meyer beschriebenen, die dorsale Oberfläche des Gehirns gleich vor dem ersten Bauchganglion mit den Commissuren verbindenden paracerebralen Bogen der Fall ist, verdankt auch hier der größte Teil der Nervenzellen diesem unteren cerebralen Bogen der Nervenanlage ihren Ursprung der Stirneinsenkung.

Die Schlundcommissuren und die Nerven des Mundkegels weisen hier demnach viel kompliziertere Verhältnisse auf, als dies z. B. bei *Nerine* in den Beziehungen ihrer Commissuren zu den Wandungen des ersten Mundsegmentes der Fall ist, wobei die Lage dieses letzteren in bezug auf das untere Schlundganglion mit dem Mundkegel von *Spirographis* identisch erscheint.

Die prostomialen Sinnesorgane.

An derjenigen Stelle des Epithels der vorderen Prostomiumwandung, von wo aus in dessen Tiefe die Zellen der oberen Nervenanlage des Kopfes (d. h. der Anlage des Paares von oberen, hinteren Ganglien) herausgeschoben werden, tritt ein schmaler, in der Mitte unterbrochener Querstreifen auf, welcher durch eigenartige Veränderungen seiner Zellen und durch eine schmale Vertiefung seiner Oberfläche vor dem übrigen Epithel ausgezeichnet ist (Fig. 15 *vg*). Die Veränderungen der diese Vertiefung umgebenden Zellen bestehen darin, daß ihre Kerne beginnen, sich nach der Basis der Zellen hin zu verlagern; infolgedessen bleibt am distalen Ende der Zellen ein Bezirk von hellem Protoplasma bestehen, in welchem eine feine Längsstrichelung sichtbar wird, während außen, d. h. am Boden der erwähnten Vertiefung, Wimperhaare auftreten (Fig. 14 *wg*). Die auf diese Weise zur Bildung gelangten paarigen Wimperrinnen wuchern nach den Seiten hin, ihr Wimperbelag breitet sich von ihren Enden, wo er schon auf den ersten Stadien vorhanden war, nach der Mitte hin aus, das Bereich des hellen Protoplasma erweitert sich nach innen zu, während sich die Zellen selbst in bestimmter Weise unterhalb der Rinne anordnen. Auf diese Weise entstehen die quergerichteten Wimperrinnen, welche auch bei dem erwachsenen Regenerat in Gestalt von Wimperspalten erhalten bleiben.

Zwischen den Anlagen der Wimperrinnen und der Falte der Oberlippe, auf dem Niveau des inneren Endes dieser Rinnen, entstehen übereinander zwei Organe, welche ebenfalls durch Differenzierung der Epithelzellen an diesen Stellen gebildet werden. Und zwar ordnen sich diese letzteren kugelförmig, mit ihren distalen Enden aneinander stoßend an, wodurch ein kleines Grübchen an der Oberfläche gebildet wird; ihre Kerne verlagern sich nach der Basis hin, in der distalen Hälfte Felder von hellem Protoplasma zurücklassend, so daß diese Bildungen sich anfangs nur dadurch von den Anlagen der Wimperrinnen unterscheiden, daß sie dort entsprechend der in der Querrichtung ausgezogenen Gestalt dieses Organs cylindrisch abgerundet erscheinen, während sie hier kugel- oder zwiebelförmig gestaltet sind (Fig. 20 *pa*). In dem hellen Felde des Protoplasmas dieser Zellen bemerkt man, ebenso wie dies auch dort der Fall war, eine Längsstrichelung (wahrscheinlich werden durch dieselbe in beiden Fällen die Grenzen der an dieser Stelle aneinander tretenden Zellenden ausgedrückt); späterhin aber erwerben diese zwiebelförmigen Organe eine neue Eigentümlichkeit, indem deren distales helles Protoplasma, ohne eine Auskleidung von Flimmerhaaren zu erhalten, sich etwas in die Länge ausziehen und dann in Gestalt einer kleinen konischen Papille vom Boden des oberflächlichen Grübchens über das Epithel hervorragen (Fig. 19 u. 19*a pa*, *aa*). In dieser Gestalt bieten die übereinander liegenden zwiebelförmigen Organe eine genaue Wiederholung der von Kleinenberg beschriebenen und abgebildeten ersten Entstehungsstadien der Kopfantennen von *Lopadorhynchus*, während sie ihrer Lage nach der vorderen und hinteren Antenne dieser Annelide entsprechen. Eine weitere Entwicklung erreichen sie bei regenerierenden *Spirographis* jedoch nicht, sondern sie verschwinden bereits auf den nächstfolgenden Stadien der Regeneration vollständig.

Weiter oben, ganz am inneren Ende der linken Wimperrinne, entsteht ein ebensolches papillenförmiges, von dem Grunde des oberflächlichen Grübchens hervorragendes Gebilde, allein mit einer weniger deutlich ausgebildeten Zwiebel im Epithel (Fig. 17 *scha*). Seiner Lage nach entspricht dieses Gebilde der von Kleinenberg bei *Lopadorhynchus* beschriebenen provisorischen linken Scheitelantenne.

Überhaupt muß eine Eigentümlichkeit in der Entwicklung aller beschriebenen Sinnesorgane bei der Regeneration von *Spirographis* hervorgehoben werden. Auf allen Stadien, wo diese Organe gleichzeitig beobachtet werden konnten, waren alle drei Antennenpaare auf der linken Seite des Prostomium besser entwickelt, die Wimpergruben dagegen auf dessen rechter Seite. So war z. B. auf der rechten Seite nur die erste Antenne wohl entwickelt, die hintere bedeutend schwächer, und die Scheitelantenne fehlte ganz, während die Wimpergrube auf dieser Seite fast doppelt so lang war, als auf der linken Seite.

Während der Regeneration von *Spirographis* treten demnach bei dem Entstehen der verschiedenen Teile des Gehirns die Anlagen sämtlicher Sinnesorgane auf, welche der oberen Hemisphäre von *Lopadorhynchus* eigentümlich sind und von Kleinenberg und E. Meyer bei dieser Form beschrieben wurden. Allein diese Anlagen entwickeln sich hier nicht weiter, sondern verlieren zunächst ihre äußerlichen percipierenden Papillen, während auf älteren Stadien auch ihr zwiebelförmiger Hauptteil verloren geht. Eine Ausnahme hiervon bilden nur die Wimpergrübchen, welche früher zur Entwicklung gelangen und auch noch bei ganz ausgebildeten *Spirographis* erhalten bleiben, allein, wie dies weiter oben beschrieben worden ist, nicht wie bei *Lopadorhynchus* in der Höhe der hinteren Antennen liegen, sondern in derjenigen der Scheitelantennen. Eine solche Verlagerung von Sinnesorganen stellt durchaus keine ausnahmsweise Erscheinung dar, indem diese Organe z. B. bei den Archianneliden und *Polygordius* hinter der Insertion der Fühler liegen, bei *Protodrilus* dagegen bis an die Mundöffnung hin nach vorn verschoben sind (Salensky).

Die Rudimente der Antennen umgeben einen ziemlich schmalen Bezirk der vorderen Wand des Prostomium, aus dessen Epithel in der Tiefe die Anlage des vorderen medianen Paares von oberen Schlundganglien hervorgeht. Auf den Stadien mit Anlage der Antennen sind in diesem Bezirke keinerlei Sinnesorgane vorhanden; wendet man sich jedoch viel jüngeren Stadien der Regeneration zu, wo soeben erst die Anlagen der Kopfkiemen auftreten und der Eintritt von Epithelzellen zur Bildung der genannten Ganglien eben erst beginnt, so kann man in der Mitte jenes Bezirkes in einer kleinen Vertiefung eine deutlich begrenzte runde Gruppe von Epithelzellen erblicken, welche sich vor den übrigen durch eine verhältnismäßig große Menge von Protoplasma auszeichnen, indem ihre runden Kerne, deren sieben bis acht auf das ganze Organ kommen, viel weiter voneinander entfernt liegen als dies in dem umgebenden Ectoderm der Fall ist (Fig. 18 *scho*). Über diese Zellgruppe ragt ein Büschel kurzer, dicker, untereinander verklebter Haare nach außen hervor. Der Bau dieses Organs stimmt fast vollständig mit der Beschreibung überein, welche Kleinenberg von den letzten Entwicklungsstadien des Scheitelorgans der Larve von *Lopadorhynchus* gibt, welch letzterem unser Organ, in Anbetracht seiner Lage gegenüber der Anlage des vorderen medianen Ganglienpaares, auch zweifellos entspricht. Der Bau dieses Organs weicht sehr merklich von der Anlage der Antennen und der andern Neuralanlagen ab, welche aus einer verhältnismäßig großen Anzahl schmaler, gegeneinander geneigter Zellen bestehen. Gerade dieses ist der Grund, warum unser Organ nicht jener unpaaren parietalen Neuromuskelanlage entspricht, welche ebenfalls, nach der Beschreibung von E. Meyer, der quergerichteten Verschmelzungslinie des vorderen Paares von Kopfganglien anliegt und nach der Ansicht dieses Autors das Rudiment eines unpaaren parietalen Fühlers darstellt. Außerdem liegt diese unpaare Neuromuskelanlage der Larve in der Zone der Scheitelantennen, also etwas höher als das unpaare Scheitelorgan von regenerierenden *Spirographis*.

Die ersten Nervenzellen des oberen Schlundganglions treten beiderseits von den Rudimenten des Scheitelorgans aus dem Epithel heraus und dazu noch in ziemlich weiter Entfernung von demselben, so daß die allererste Anlage dieser Ganglien ebenfalls paarig ist. Wenn späterhin der Zufluß dieser Nervenzellen ein stärkerer wird, atrophiert das Rudiment des Scheitelorgans vollständig, wobei es augenscheinlich keinerlei Anteil an der Bildung des Ganglions nimmt, indem der Eintritt der Epithelzellen sich auf diejenige Stelle, welche das Ganglion einnahm, erst in viel späteren Stadien der Regeneration erstreckt.

Die Anlage der oberen hinteren Loben des Gehirns entsteht etwas höher als die erste Anlage des oberen medianen Ganglienpaares, aus dem sich unmittelbar an die Wimperrinnen anschließenden Epithel. Hieraus geht hervor, daß wenigstens ein Teil dieser Anlage die Geruchsganglien (d. h. die Ganglien der Wimperrinne) bildet. Die quergerichteten Riechrinnen selbst beginnen späterhin nach den Seiten hin und zum Teil nach unten zu wuchern, wenden sich dann plötzlich nach oben und erreichen von neuem das Niveau des Ausgangspunktes ihrer Entstehung (Fig. 16 *wg*). In dieser Gestalt erscheinen die Wimperrinnen auch bei unverletzten *Spirographis*.

Die Rudimente der vorderen und hinteren Antennen ergeben kleine Gruppen von Ganglienzellen, welche sich von unten her dem vorderen mittleren Paar von oberen Schlundganglien anschließen (Fig. 7, 19*a* u. 20 *para* u. *aana*). Aus dem Rudiment der Scheitelantennen gehen Ganglienanlagen hervor, welche sich an den oberen Teil desselben Ganglienpaares legen.

Das vordere mediane Paar der Kopfganglien entsteht demnach bei der Regeneration aus dem zunächstliegenden Teil des äußeren Epithels, und zwar in einem gewissen topographischen Zusammenhange mit dem provisorischen Scheitelorgan; zum Teil entsteht dieses Paar aber auch aus den in Abhängigkeit von den provisorischen Anlagen dreier Antennenpaare hervorgehenden gangliösen Elementen. Das obere hintere Ganglienpaar entsteht im Zusammenhange mit den Wimpergruben. Was die Elemente der übrigen oberen Schlundganglien und die nervösen Elemente der Schlundcommissuren betrifft, so gehen diese, wie bereits oben bemerkt worden ist, voll und ganz aus den paarigen Anlagen hervor, welche seitlich und unterhalb aller übrigen Anlagen liegen, und zwar in der Stirneinsenkung, in der Ecke und etwas oberhalb der die Anlagen der Oberlippe darstellenden Falten. Der Bezirk des Austrittes der Zellen aus dem Ectoderm geht hier mit seinem oberen Rande auf die Zone der vorderen und hinteren Antennen über, mit seinem unteren Rande dagegen erreicht er fast den oberen Rand der Mundöffnung. Auf früheren Stadien hingegen, wo sich auf dem Epithel die zu Stirneinsenkungen werdenden Vertiefungen noch nicht gebildet haben, liegen diese Anlagen noch niedriger, d. h. auf dem oberen Niveau der Mundöffnung selbst. Auf diese Weise erweisen sie sich als von den parietalen Ganglienanlagen ziemlich beträchtlich nach den Seiten hin und nach unten fortgerückt; da nun in den Bezirken des Epithels, welche sie von diesen letzteren trennen, keinerlei Ganglienzellen proliferieren, so erweisen sich die nervösen Anlagen der Stirneinsenkungen als durchaus differenzierte und selbständige Derivate der vorderen Prostomiumwand. Der Austritt von Nervenzellen aus dem Epithel erfolgt hier im Verlaufe der ziemlich langen Regenerationsperiode in äußerst intensiver Weise, und zwar sowohl bis zur Bildung der frontalen Einsenkungen, wie auch während ihres ganzen Entwicklungsganges. Da diese nervösen Anlagen der Stirneinsenkungen etwas unterhalb der Stelle liegen, wo die Schlundcommissuren aus den äußeren Enden des vorderen medialen Ganglienpaares hervortreten, so ordnen sich die Gruppen von Nervenzellen, nachdem sie das Epithel verlassen und diese Connective von der ventralen Seite her erreicht haben, längs deren

Oberfläche an; die Hauptmasse der Nervenzellen aber, welche ihren Weg von der Anlage etwas nach oben zu einschlägt, häuft sich an der hinteren unteren Seite des Gehirns an, indem sie hier neue umfangreiche Ganglienmassen bildet, und zwar die Paare lateraler unterer und hinterer Schlundganglien sowie die Paracerebralganglien.

In Anbetracht des Umstandes, daß die Anlagen der beiden Paare von Scheitelganglien sich auch bei der Regeneration auf bestimmte larvale Sinnesorgane beziehen, drängt sich naturgemäß die Frage auf, welchen Anlagen des prostomialen Bereiches der Trochophora die soeben beschriebenen differenzierten Anlagen von Nervenelementen entsprechen können? Ich vermute, daß dieselben infolge ihrer Lage im Niveau des oberen Mundrandes und zum Teil auch auf dessen Seiten, jenen paarigen Neuromuskelanlagen entsprechen dürften, welche nach der Beschreibung von KLEINENBERG und E. MEYER in der Subumbrella der Trochophora von *Lopadorhynchus* zwischen dem Wimperring und der Mundeinstülpung liegen; ebenso aber auch den beiden ventralen Gruppen von Ganglienzellen, welche in dem subtrochalen Nervenring enthalten sind. Auch in der Querrichtung entspricht die Lage dieser embryonalen Nervenanlagen den regenerativen paarigen Anlagen der Stirneinsenkungen, indem sie gegenüber der Kreuzungsstelle dieses Ringes der Trochophora mit den längsverlaufenden Commissurenanlagen liegen, d. h. mit den faserigen, nach hinten gerichteten Auswüchsen des vorderen Ganglienpaares, als welche die oberen Teile der Schlundcommissuren auch bei der Regeneration erscheinen.

KLEINENBERG schreibt: »Alle Ganglienzellen jeder subtrochalen Neuromuskelanlage schicken ihre leicht kenntlichen Hauptfortsätze in den Ringnerven gerade dort hinein, wo er mit den Enden der Hirncommissur verlötet ist.« Ferner spricht dieser Autor die auch von MEYER gestützte Annahme aus, »daß die Ausläufer der subtrochalen Ganglienzellen, ebenso wie es für die automatischen Zellen des Prototrochs festgestellt wurde, sich gleich bei ihrem Eintritt in den Ringnerv in zwei Äste spalten, die, nach entgegengesetzten Richtungen verlaufend, einerseits in die Hirncommissur übergehen, anderseits die untere Verlängerung der Commissur bilden«. Das weitere Schicksal dieser Ganglienzellen ist, wie dies aus der Beschreibung von KLEINENBERG hervorgeht, nicht ganz verständlich, indem dieser Autor angibt, daß in den Commissuren nur deren faserige Fortsätze verbleiben, während ihre Kernteile, welche in dem Ectoderm bleiben, verschwinden; der zellige Belag der Commissur dagegen wird, wie KLEINENBERG vermutet, aus Derivaten der oberen Trochophorenhemisphäre gebildet.

Die Erscheinungen bei der Regeneration von *Spirographis* zeigen ein entgegengesetztes Bild, indem das erste Paar Gehirnganglien hier keinerlei Zellen für die Commissuren abgibt und der ganze Zellenbelag dieser letzteren aus selbständigen Anlagen der präoralen Zone gebildet wird. Ein derartiger Unterschied läßt sich möglicherweise dadurch erklären, daß diese Ganglienanlagen mit Fortsätzen in die Commissuren bei *Lopadorhynchus* nur ein temporäres Bindeglied zwischen der oberen und der unteren Schlundregion des Nervensystems bilden, während bei *Spirographis*, im Zusammenhang mit der mächtigen Entwicklung der auf den Commissuren des erwachsenen Wurmes liegenden Nervenmasse die entsprechenden Teile nicht atrophieren, sondern einen regen Anteil nehmen an dem Aufbau des definitiven Schlundringes.

Der Austritt der Nervenzellen aus dem Epithel über den seitlichen Anlagen der Oberlippe geht sehr intensiv vor sich und dauert auch dann noch an, wenn diese Bezirke beginnen, sich in die Kopfhöhle hereinzustülpen. Diese Einstülpungen erfolgen annähernd in der Richtung der aus den Bezirken austretenden Zellen, d. h. eine gewisse Strecke hindurch direkt nach hinten, sodann bogenförmig nach oben, bis die Bezirke mit ihren Enden die Mitte der äußeren Oberfläche der unteren hinteren (*uhg*) Ganglien erreichen, wobei aus dem an das Gehirn anstoßenden Epithel ihrer Enden noch eine Gruppe von Zellen — die zukünftigen optischen Centren — nach dem Gehirn wandern (Fig. 12 *og*); das an dieser Stelle auf eine Zellschicht reduzierte Epithel selbst dagegen verwandelt sich in die pigmentierte Wand des Auges (Fig. 13 *apw*). Fernerhin wird aus diesen selben Zellen eine helle Substanz (*gk*) ausgeschieden, welche sich oberhalb derselben ansammelt, wobei sie den Endteil der Einstülpung etwas auftreibt und die ihre innere Oberfläche auskleidende Cuticula (*ch*) verdrängt. Auf diese Weise entsteht ein runder lichtbrechender Körper, welcher am Grunde der Einstülpung zwischen dem Epithel und dessen Cuticula liegt; dabei wird letztere nach dem engeren Lumen der Einstülpung verdrängt und bildet einen Pfropfen, welcher den inneren Teil des Auges von dem ganzen Kanal und dem äußeren Medium abgrenzt.

Das Auge von *Spirographis* entsteht demnach aus einer Einstülpung des Epithels in der subtrochalen oder trochalen Region, d. h. unterhalb aller andern Anlagen von Kopfsinnesorganen; dasselbe tritt erst infolge einer bogenförmig nach oben erfolgten Wucherung dieser Vertiefung mit dem Hirn in Verbindung. Die Entwicklung dieses Organs erfolgt nach demselben Plane wie die Bildung des Auges bei *Alciope* nach Kleinenberg, nur mit dem Unterschiede, daß das Epithel der Retina sich gar nicht von demjenigen des Ectoderms abschnürt und seinen Charakter als unmittelbare Fortsetzung dieses letzteren beibehält; aus diesem Grunde erscheint auch der lichtbrechende Körper nicht allseitig in einer Epithelblase eingeschlossen, sondern er ist an seiner dem Lumen der übrigen Einstülpung zugewandten Oberfläche von dieser Einstülpung nur durch einen Chitinpfropfen abgegrenzt.

Abgesehen von den Augen, welche augenscheinlich Bildungen sekundären Charakters darstellen, bilden sich demnach auf dem Prostomium des vorderen Regenerates zeitweilig alle larvalen Sinnesorgane, denen offenbar keinerlei physiologische Bedeutung für das junge Regenerat zukommt. Vor allen andern und rascher als diese verschwindet das Rudiment des Scheitelorgans; hierauf erscheinen die Anlagen der Riechgrübchen, welche nicht wieder verschwinden, sondern sich bis zur eingetretenen Reife des Regenerates beträchtlich weiter entwickeln; endlich treten unmittelbar nach den Wimpergruben die Anlagen der vorderen, hinteren und der Scheitelantennen auf, welche sehr bald wieder verschwinden.

Was die seitlichen Nervenanlagen der subtrochalen Zone betrifft, aus denen die commissuralen ganglIösen Massen hervorgehen, so wird man wegen ihres massiven Baues und auf Grund ihrer Lage und des weiteren Schicksals ihrer Derivate wahrscheinlich mehrere Paare Nervenanlagen bei der Trochophora annehmen müssen; dieselben sind höchstwahrscheinlich als ein Homologon der Neuromuskelanlagen (oder wenigstens einiger von ihnen) jener subtrochalen Zone anzusehen, die Meyer als »unteren Abschnitt des äquatorialen Ringsystems« beschrieben hat.

Als von der Neuralanlage die Rede war, welche sich bei der Regeneration von *Spirographis* aus dem Prostomiumepithel in unmittelbarer Nähe verschiedener provisorischer Sinnesorgane entwickelt, verglichen wir dieselben mit den von Meyer und Kleinenberg beschriebenen Neuromuskelanlagen der entsprechenden Sinnesorgane der Larve. Hierzu muß indessen bemerkt werden, daß ich nur für den Austritt von Nervenzellen in der Nähe der Antennen deutliche und überzeugende Bilder gesehen habe; was dagegen die Muskelzellen betrifft, so waren auf einigen Präparaten zwar wohl Muskelelemente zu bemerken, welche ihrer Lage nach neben den Antennen oder den neuralen Anlagen aus dem Ectoderm herauszutreten scheinen (so z. B. auf Fig. 19 u. 19*a*), doch kamen mir solche Bilder nur selten zu Gesicht, und sie waren dabei denn doch nicht in genügendem Maße überzeugend, so daß ich diese Frage für noch nicht endgültig gelöst ansehen muß.

In der embryologischen Literatur finden wir keinerlei Hinweise auf das Auftreten provisorischer Antennen bei den Larven der sedentären Anneliden, welche solcher Antennen im erwachsenen Zustande entbehren. Die oben wiedergegebenen Beschreibungen der Anlage der vorderen und unteren Antennen durch KLEINENBERG und MEYER beziehen sich ausschließlich auf die Larven von *Lopadorhynchus*, d. h. einer Form, bei welcher sich diese Anlagen zu definitiven Fühlern weiter entwickeln. Bei der Larve dieser Annelide tritt provisorisch außerdem noch ein Paar Scheitelantennen auf, wie sie im erwachsenen Zustande, z. B. bei gewissen Errantia vorhanden sind; dieser Umstand weist zweifellos darauf hin, daß bei *Lopadorhynchus* während der Embryonalentwicklung temporär solche Organe angelegt werden, welche seine Vorfahren besessen haben, d. h. daß in dieser Hinsicht die Ontogenie dieses Wurmes eine Wiederholung seiner Phylogenie darstellt.

Nichtsdestoweniger treten bei der Regeneration des Vorderendes von *Spirographis*, einer Form, welche alle drei Antennenpaare bereits so sehr definitiv eingebüßt hat, daß dieselben bei der Embryonalentwicklung nicht einmal mehr provisorisch erscheinen (wenigstens geht dies aus der Embryologie der nächsten Verwandten von *Spirographis* hervor, indem die Entwicklung dieser Form selbst noch nicht untersucht worden ist), dennoch Anlagen aller drei Antennenpaare auf. Analog der Deutung, welche sich uns bezüglich des Auftretens provisorischer Antennen während der Embryonalentwicklung von *Lopadorhynchus* ganz von selbst aufdrängt, werden wir auch für das Auftreten solcher Antennen an dem regenerierenden Vorderende von *Spirographis*, und zwar mit ebensolchem Recht, den Schluß ziehen können, daß wir es hier mit einer Erscheinung atavistischen Charakters zu tun haben, und daß im gegebenen Falle durch die Regeneration die phylogenetische Entwicklung von *Spirographis* mit noch größerer Genauigkeit wiederholt wird, als dies bei der Ontogenese der Fall ist.

Die Regeneration geht auch bei der Bildung der Kragenlappen des zweiten Segmentes auf eine mehr primäre Weise vor sich, als die Embryonalentwicklung. Während diese Lappen bei dem Embryo nach MEYER in Gestalt einer unpaaren Anlage auftreten, entstehen sie bei der Regeneration in Gestalt zweier Falten des Bauchepithels, demnach auf eine Weise, welche der Bildung der ursprünglich paarigen Bauchschilder, als deren Differenzierung diese Lappen erscheinen, näher kommt.

Gleichzeitig mit den temporären Antennenanlagen wird bei der Regeneration von *Spirographis* auch ein provisorisches Organ angelegt, welches nach seiner Lage in bezug auf das vordere mediane Paar von Kopfganglien nichts andres darstellt, als ein Rudiment des Scheitelorgans der Polychätenlarven; infolge seines Auftretens und Wiederverschwindens während der Regeneration stellt dieses Scheitelorgan ein atavistisches Organ dar, wie wir dies auch bezüglich der provisorischen Antennen angenommen haben[1].

Allein wir können bezüglich des Scheitelorgans einen solchen Schluß nur mutmaßlich ziehen, während das Auftreten von provisorischen Antennen, wie sie in der Tat bei gewissen jetzt lebenden Anneliden vorkommen, bei der Regeneration von *Spirographis* ohne allen Zweifel eine palingenetische Erscheinung darstellt, d. h. einen Prozeß, welcher die Entstehung dieser Sinnesorgane und der mit ihnen in Verbindung stehenden Neuroanlagen bei den Larven bis in die kleinsten Details hinein wiederholt; doch bezieht sich diese Wiederholung nicht auf die Erscheinungen bei den Larven von *Spirographis* oder einer ihrer Gattungsgenossen, sondern auf entfernte Vorfahren, welche alle drei Paare primitiver Fühler besaßen. Dieses neue Beispiel einer Offenbarung von Atavismus bei der Regeneration bietet um so größeres Interesse, als die Antennenanlagen nur temporär auftreten, augenscheinlich keinerlei funktionelle Bedeutung besitzen und daher nur die Offenbarung einer bestimmten atavistischen Art von Organogenie darstellen, d. h. im gegebenen Falle die Bildung von Teilen des unteren Schlundganglions in Verbindung mit Sinnesorganen.

In der Literatur über Regeneration finden sich für verschiedene Tiere bereits recht zahlreiche Hinweise auf Abweichungen gewisser regenerativer Prozesse von der Embryonalentwicklung der gleichen Formen zu einer mehr primitiven Art der Anlage von Organen. E. Schulz (Nr. 15) gibt eine Zusammenstellung solcher Fälle, angefangen von den Beobachtungen von F. Müller. Hierher gehören die Regeneration der Dorsalanhänge von *Tethys leporina* (Parona), der Beine der Blattidae (Brindley) und Phasmidae (Bordage), der Maxillipedes von *Portunus* (Przibram), der Schere von *Astacus pachypus*

---

[1] Wenn dem so ist, so wird die logische Schlußfolgerung dahin lauten, daß das Scheitelorgan nicht etwa ein ausschließlich larvales Organ darstellt, sondern daß auch die erwachsenen Vorfahren der Polychäten ein solches besessen haben, allein nur die phylogenetisch älteren Vorfahren, indem den recenten Anneliden dieses Sinnesorgan gänzlich fehlt. Sein Auftreten bei fast allen Polychätenlarven (obgleich z. B. bei den sedentären Formen nicht einmal die einigen recenten Anneliden eigentümlichen provisorischen Antennen zur Bildung gelangen) läßt sich dagegen wahrscheinlich dadurch erklären, daß das Scheitelorgan auf dem Stadium der Trochophora eine neue funktionelle Bedeutung für die Larve selbst in bezug auf deren pelagische Lebensweise erworben hat.

(Kessler und E. Schulz). Die Regeneration des Gehirns von *Spirographis* bestätigt uns wiederum, daß wir dazu berechtigt sind, diese Abweichungen als atavistische Erscheinungen zu deuten, und daß der von Morgan, in seiner Kritik der Fälle von Wiederholung der Phylogenese durch Regeneration ausgesprochene aprioristische Skeptizismus durchaus unbegründet erscheint. Auch die bekannte Abweichung in der Regeneration der Linse bei den Urodela, d. h. deren Bildung aus dem Rande der Iris, kann, wie dies auch durch Schimkewitsch geschehen ist, in befriedigender Weise dadurch erklärt werden, daß hier nur die Wiederholung einer mehr primitiven Art einer Anlage der Linse in dem primären Vertebratenauge durch die Regeneration vorliegt.

Was nun die Frage betrifft, welchen Grad die Ähnlichkeit zwischen der Regeneration von *Spirographis* und deren Embryonalentwicklung erreicht, so wird man annehmen können, daß hier ebenso wahrscheinlich wie bei andern Anneliden, die Regeneration des Hinterendes die embryonale Wachstumsweise der neuen Segmente am Hinterende der Larve durchaus wiederholt, mit dem normalen Wachstum des Hinterendes des jungen Wurmes völlig identisch ist und nur eine Wiederaufnahme dieses Wachstums nach dem Durchschneiden darstellt. Ich vermute sogar, daß die Restitution verschiedener Organe in dem hinteren Regenerate von Anneliden genau genommen keine typische Regeneration repräsentiert, oder doch jedenfalls als ein Prozeß andrer Ordnung aufzufassen ist, als die Regeneration eines einzelnen abgeschnittenen Organs, wie z. B. der Extremität, des Auges usw. Die Regeneration des Vorderendes erscheint in dieser Hinsicht von mehr typischem Charakter, indem wir es hier nicht mit einer einfachen Erneuerung des Wachstums des Wurmes zu tun haben, sondern mit einer Neubildung des Prostomium und der ersten Segmente, d. h. solcher Teile des Körpers, welche mehr ursprünglich erscheinen und den Körper der Larve ausmachen. Aus diesem Grunde treffen wir bei der Regeneration des Vorderendes schon Abweichungen von der embryonalen Entwicklung an, wie das Auftreten provisorischer Antennen, die paarige Anlage des Kragenlappens und endlich die weiter unten zu beschreibende Entstehung der ursprünglichen Anlage des Thoracalnephridiums in Gestalt eines Komplexes ectodermaler Zellen, nicht aber einer einzigen großen Zelle, wie dies von Meyer für die Larve von *Psygmobranchus* beschrieben worden ist; augenscheinlich weist die Bildung der Thoracalnephridien bei der Embryonalentwicklung einen teloblastischen Charakter auf (im Zusammenhang mit der geringen Zahl von Zellen im Körper des Keimes); bei der Regeneration hingegen bleibt eine ältere Anlageweise dieses

Nephridiums erhalten, welche einer einfachen Einstülpung der seitlichen Ectodermwand nahe kommt.

Die thoracalen Nephridien.

Die thoracalen Nephridien von *Spirographis* bestehen, gleich denen der übrigen Sabellidae, aus folgenden Teilen: 1) einem Wimpertrichter, welcher sich in die Höhle des Mundsegmentes öffnet, nach hinten dagegen übergeht in 2) einen Wimperkanal, welcher schief in der Richtung von der Seitenwand des Körpers nach dem Darme zu und etwas abwärts durch das erste Dissepiment hindurchgeht (d. h. durch die vordere Wand des Kragensegmentes) und sodann gemeinschaftlich mit 3) dem drüsigen Abschnitt die Dissepimente durchbohrend, durch den ganzen Thorax verläuft. In dem letzten Segment des Thorax vereinigt sich der Wimperkanal mit der Höhlung des drüsigen Abschnittes, indem er mit letzterem eine Schlinge bildet, wobei er die innere Hälfte der Schlinge ausmacht, der breite, spiralig gestaltete drüsige Abschnitt dagegen — die äußere Hälfte derselben. Die Zellen der Wandungen des drüsigen Abschnittes sind pigmentiert, stark in die Länge gezogen und an ihren freien Enden unregelmäßig konturiert, indem sie augenscheinlich gar keine eignen Hüllen besitzen. Der drüsige Abschnitt verläuft von dem hinteren Ende des Thorax bis zu dem zweiten Dissepiment, wo er sich dicht an der äußeren Wand plötzlich zu einem engen Rohre verschmälert, welches zwischen der Somatopleura und dem Ectoderm liegt und längs der Körperwand nach vorn und oben bis zur dorsalen Medianlinie hinzieht; hier vereinigt es sich mit dem entsprechenden Nephridialrohre der gegenüberliegenden Seite zu einem unpaaren, nach vorn verlaufenden Kanale; dieser letztere mündet als unpaarer Nephroporus gegenüber dem Ende der Loben der oberen hinteren Ganglien nach außen.

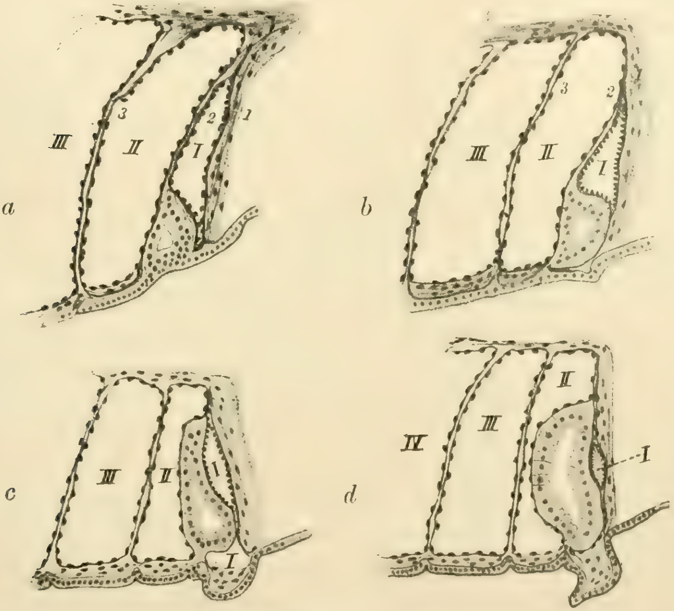
Die Regeneration dieser Organe schlägt einen recht komplizierten Weg ein, weshalb mir einige Punkte derselben nicht völlig klar geworden sind.

Das mesodermale adenoide Gewebe, welches das Regenerat auf den ersten Stadien erfüllt, spaltet sich späterhin allmählich in drei Querwände, von welchen die erste, ziemlich dicke, gegenüber der Kragenanlage (Fig. 28 1*d*), die zweite sehr nahe von der ersten (2*d*) und die dritte (3*d*) etwas weiter von der zweiten entfernt liegt. Das vor dem Kragen liegende Mesodermgewebe spaltet sich ebenfalls in mehrere dicht beieinander liegende Querbrücken, welche jedoch keine durchgehenden Scheidewände bilden (Fig. 9 u. 28).

Die Bildung der Nephridien beginnt auf den Seitenlinien gegenüber der zweiten wahren Scheidewand, d. h. dem zweiten Dissepiment des Regenerates. Dieses Dissepiment zeichnet sich dadurch aus, daß es in der horizontalen Querachse des Körpers nicht parallel mit dem ersten Dissepiment verläuft, sondern unter einem spitzen Winkel zu diesem letzteren, mit welchem es am Darme zusammenstößt (Fig. 28). Es wird gleich den übrigen Dissepimenten aus zwei Endothelblättern zusammengesetzt, zwischen welche von der Seitenlinie her einzelne Zellen aus dem an dieser Stelle etwas verdickten und vertieften Ectoderm hereinzuwandern beginnen. Die peritonealen Blätter auseinanderdrängend, sammeln sich die Ectodermzellen in Gestalt länglicher Säckchen (Fig. 28 u. 29, 31 u. 32 *ena*) zwischen ihnen an, wobei diese Säckchen mit ihrem distalen Ende nach dem Innern des Körpers und zugleich nach unten gerichtet sind. Gleichzeitig tritt ein Teil der Ectodermzellen derselben epithelialen Anlage aus dem Ectoderm hervor und schlägt die Richtung zwischen diesem letzteren und der Somatopleura nach oben und vorn ein, worauf er hier eine lange, enge Röhre bildet, deren Lumen die Fortsetzung der Höhle des erwähnten Säckchens darstellt (Fig. 31 *dk*). Die Röhre erreicht längs der Körperwand deren dorsale Mittellinie, wo sie sich mit dem Ende einer gleichen Röhre der gegenüberliegenden Seite zu einem unpaaren kurzen Kanale vereinigt, der auf dem Kamme eines Längswulstes nach außen mündet; dieser Wulst trennt die beiden, gleich hinter der Querbrücke des Stützknorpels der Kopfkiemen liegenden Wimperrinnen voneinander. Was diese letzteren betrifft, so bilden sie zweifelsohne die Fortsetzungen der oben beschriebenen Wimperrinnen, welche, wie bereits angegeben wurde, zuerst quer durch das Prostomium verlaufen, sodann mit ihren seitlichen Enden nach oben umbiegen (Fig. 16 *wg*) und von unten her bis an die knorpelige Brücke herantretend ihr Ende erreichen; beide Teile einer jeden Wimperrinne, sowohl der auf der vorderen Wand unterhalb des Knorpels gelegene, wie auch der auf der Dorsalwand des Körpers hinter demselben liegende, werden von ein und demselben stark nach hinten ausgezogenen Riechganglion innerviert (Fig. 15 *ohg*); die Unterbrechung der Rinne läßt sich augenscheinlich durch das Vorhandensein einer subepithelialen massiven knorpeligen Brücke an dieser Stelle erklären (*kn*). Eine Vereinigung dieser dorsalen Wimperrinnen zu einem unpaaren ausführenden Nephridialkanal, wie ein solcher von E. Meyer beschrieben wird, habe ich nicht beobachten können, obgleich das Endergebnis seiner Regeneration vollständig mit dem Bau des Ausführganges bei unverletzten *Spirographis* übereinstimmte; die Annahme von Meyer scheint mir daher jedenfalls nicht auf *Spirographis* anwendbar zu sein.

Das ectodermale Säckchen zwischen den peritonealen Blättern des zweiten Dissepimentes beginnt zu wuchern und erweitert sich nach vorn zu, indem es das vordere Blatt bis zu dessen Berührung mit dem vorderen Dissepiment vorstülpt, und nimmt in horizontaler Richtung fast die Hälfte der Höhlung des vorderen Segmentes ein (Fig. 30).

Das peritoneale Blatt, welches nunmehr die ectodermale Anlage in der Ausdehnung vom ersten bis zum zweiten Dissepiment umhüllt, sowie die sich hierher anschließende Wand der Anlage selbst, brechen an einer bestimmten Stelle in diese reduzierte Höhle des ersten Segmentes (*I*) durch, so daß letztere mit dem ausführenden Kanal und dem äußeren Medium in Verbindung tritt (Fig. 30). Anderseits tritt diese selbe Höhle mit der vor dem ersten Dissepiment liegenden Körperhöhle in Verbindung, und zwar infolge des Durchbruches der Wimpertrichteranlage in dieselbe. Letztere bildet sich durch Differenzierung des vorderen peritonealen Blattes des ersten Dissepimentes, sowie des demselben vorn anliegenden Splanchnopleurabezirkes und sogar des Peritoneums



Textfig. 2 *a*—*d*.
Verschiedene Stadien der Verwandlung der Cölomhöhle des Kragensegments (*I*) zu dem Wimperkanal des Nephridium (n. d. Frontalschnitten).

der noch weiter vorn liegenden unvollständigen Scheidewände. Hier ergeben die sich intensiv teilenden Zellen ein kompaktes und ziemlich hohes einschichtiges Epithel, welches bald zu einem Flimmerepithel wird (Fig. 31, 32, 34 *tr*). Den gleichen Charakter nehmen sodann auch die Zellen des Peritoneum an, welches die verringerte Höhle des ersten Segmentes auskleidet und nach dem Durchbruch unmittelbar auf das Epithel des Trichters übergeht (Fig. 29, 30 u. 33 *pt*). Gleichzeitig geht auch eine Veränderung des allgemeinen Aussehens dieser Höhle vor sich, welche ihren Grund darin hat, daß das am Darme mit dem ersten sich berührende zweite Dissepiment beginnt, sich von dieser Stelle an auf einer immer größeren Ausdehnung dicht an das erste Dissepiment anzuschmiegen, indem es mit ihm das dicke, definitive erste Dissepiment bildet. Eine Folge davon ist die weitere Verringerung des Umfanges der Höhle des ersten Segmentes bis zur Ausdehnung eines breiten Kanales, welcher von dem inneren Teil des ectodermalen Sackes in schiefer Richtung nach oben und außen in der Masse des ersten Dissepimentes verläuft. Der der lateralen Körperwand zunächst liegende Teil des zweiten Dissepimentes bleibt an Ort und Stelle, indem er das Aussehen eines kleinen Mesenteriums annimmt, mittels dessen das Nephridium an dieser Wand befestigt ist (Fig. 33 u 34 2*d*).

Annähernd auf diesem Stadium hört der Eintritt neuer Ectodermzellen in die Anlage des ausführenden Nephridialabschnittes auf, worauf dessen sackartiger Abschnitt sich etwas von der lateralen Körperwand entfernt; nichtsdestoweniger fährt dieser Abschnitt fort an Umfang zuzunehmen, und zwar hauptsächlich durch das Anschwellen des Protoplasmas seiner Zellen, weniger dagegen infolge ihrer Vermehrung.

Die ectodermale Anlage wuchert quer durch die Höhlung des Regenerates beinahe bis an den Darm und beginnt sodann nach rückwärts zu wachsen, in der Richtung nach dem dahinterliegenden, dritten Dissepiment. Nachdem sie dasselbe erreicht hat, stülpt sie es nach hinten vor, wobei die mesodermale Hülle der Anlage stellenweise durchbricht, so daß die Wandungen des Nephridiums in direkte Berührung mit dem Dissepiment kommen, welches, sich gleichzeitig nach hinten ausstreckend, die Hülle des Nephridiums in der Ausdehnung der Höhle des letzten regenerierten Segmentes bildet (Fig. 33, 3*d*).

Hierauf erreicht das Nephridium das vierte Dissepiment, d. h. die erste Scheidewand der alten Segmente. Seine weitere Wucherung hängt nunmehr nicht mehr von dem Anschwellen der Zellen seiner Wandungen ab, sondern von dem Hinzutritt neuer Zellen, dieses Mal mesodermalen Ursprunges, und zwar von Peritonealzellen der alten Dissepimente.

Wie dies auch schon früher der Fall war, durchbricht das Ende des Nephridiums bei seiner Annäherung an das Dissepiment seine mesodermale Hülle und stützt sich mit seinen entblößten blasenförmigen Fortsätzen direkt auf das Dissepiment (Fig. 35). In den mit diesen Fortsätzen in Berührung tretenden Zellen des vorderen peritonealen Blattes des Dissepimentes gehen Veränderungen vor sich, welche hauptsächlich in einer Vergrößerung und Veränderung der Kerne ihren Ausdruck finden, worauf diese Zellen sich zwischen die Zellen des Nephridiums begeben und in den Bestand dieses letzteren übergehen (Fig. 36, 37 u. 38). Sobald das Nephridium beginnt, das Dissepiment nach hinten vorzustülpen, vergrößert sich die Fläche seiner Berührung mit den Elementen dieses letzteren, wodurch auch die Zahl der in das Nephridium eintretenden peritonealen Zellen zunimmt. Bei seinem Übergang in das nächste Segment ist das Nephridium demnach nicht von der gesamten Wand des Dissepimentes bekleidet, sondern nur von dem hinteren peritonealen Blatt, welches bei der Annäherung des Endes des Organs an das nächste, fünfte Dissepiment, gleichfalls durchreißt, während seine Zellen ebenfalls zu Elementen des Nephridiums werden. In der soeben beschriebenen Weise nehmen demnach an der Bildung der nephridialen Wandungen die Zellen des fünften Dissepimentes, darauf diejenigen des sechsten teil und so bis zum vorletzten Dissepiment des postthoracalen Abschnittes, wo das Wachstum des Nephridiums sein Ende erreicht.

Die Höhlen der alten Segmente, d. h. angefangen vom vierten sind, wie auch in allen Abdominalsegmenten, anfänglich dicht mit chloragogenen Fettzellen (*fz*) angefüllt. Bei der Wucherung des Nephridiums aus einem Segment in das nächstfolgende beginnen diese Zellen, sobald das Nephridium in die Höhle des betreffenden alten Segmentes eindringt, alle Einschlüsse ihres Protoplasmas zu verlieren, d. h. die Fetttropfen, das Guanin und das Glykogen; es ist dies eine Erscheinung, welche wahrscheinlich mit der excretorischen Tätigkeit der Zellen des in die Höhle des Segmentes eingetretenen Nephridiums zusammenhängt und am toten Objekt leider nicht genau festgestellt werden kann.

Schließlich verlieren die Fettzellen ihre Einschlüsse vollständig, und es bleiben nur die länglichen Kerne mit einem schmalen Protoplasmasaum um dieselben bestehen; ihr weiteres Schicksal habe ich nicht verfolgen können. Allein nicht alle Fettzellen verwandeln sich in einfache schwimmende Elemente der Höhlenflüssigkeit: bei der Berührung mit dem bloßgelegten Bezirke der Nephridialwand verlieren einige derselben auch hier ihre großen Einschlüsse, während die Zelle selbst sich in das nephridiale Epithel versenkt und hier von neuem anschwillt, indem ihr Inneres sich mit der für die Nephridialzellen charakteristischen feinen Körnelung anfüllt (Fig. 36). Es ist dies eine ganz natürliche Erscheinung, indem die Fettzellen aus eben diesen peritonealen Zellen des Dissepimentes entstehen und die peritonealen Zellen, wie dies oben angegeben wurde, sogar bisweilen Einschlüsse enthalten, welche mit denjenigen der frei herumschwimmenden Zellen identisch sind.

Bei dem Beginn seiner Entwicklung hat der Wimperkanal das Aussehen eines Säckchens, dessen Höhle die sekundäre Leibeshöhle darstellt, weshalb der Kanal auf diesem Stadium an die Endblase des Nephridiums von *Peripatus* erinnert; erst später geht diese Ähnlichkeit wieder verloren, indem dieses anfängliche Säckchen sich bei *Spirographis* zu einem Längskanal ausdehnt und seine Wandungen sich in ein Flimmerepithel verwandeln.

Mit dem sackförmigen Abschnitt des Nephridiums wächst auch der aus der verengerten Höhle des ersten Segmentes hervorgegangene Wimperkanal, doch ist es mir nicht gelungen, die weitere Entwicklung dieses letzteren näher zu verfolgen. Der Ort der Vereinigung der Höhlen dieser beiden Abschnitte des Nephridiums liegt stets am distalen Ende des wachsenden Organs, nach vollendetem Wachstum in demjenigen Teile des Nephridiums, welcher sich in dem letzten thoracalen Segment befindet.

In Anbetracht der Kompliziertheit und der Verwicklung in der Neubildung des Nephridiums bei der Regeneration, wäre es von Interesse, diesen Prozeß mit der Entwicklung desselben Organs bei Embryonen vergleichen zu können; leider sind jedoch die embryologischen Befunde bezüglich dieser Frage noch recht lückenhaft. Zum ersten Male ist die Anlage des thoracalen Nephridiums von Salensky (bei *Psygmobranchus*) beobachtet worden, und zwar in Gestalt einer einzelnen großen Zelle auf der Seitenlinie der Körperwand, welche im Bereiche des zweiten Segmentes lag und augenscheinlich so innig mit dem Ectoderm verbunden war, daß der genannte Autor sie für eine einzellige ectodermale Drüse hielt (»glandule segmentaire«). Die Entwicklung dieser Zelle zum drüsigen Abschnitt des Nephridiums wurde von E. Meyer untersucht, welcher dieselbe indessen für eine Zelle des Mesenchyms hielt, obgleich er ihren Ursprung nicht genauer beschrieben hat. Diese einzellige embryonale Anlage des Nephridiums, welche nach der Beschreibung von Salensky wahrscheinlich ectodermalen Ursprunges ist, entspricht bei der Regeneration jenem Komplex von Ectodermzellen, welcher an der Seitenlinie in der Höhe des zweiten Dissepimentes entsteht und aus welchem die schmalen, sich am Rücken an der unpaaren Ausführöffnung vereinigenden engen Ausführkanälchen, sowie jener vordere Teil des drüsigen Abschnittes ihren Ursprung nehmen, der die Höhle der regenerierten, d. h. der präthoracalen Segmente einnimmt. Die Bildung des Trichters erfolgt bei der embryonalen Entwicklung und bei der Regeneration in gleicher Weise, wogegen die Bildung der übrigen mesodermalen Abschnitte des Nephridiums bei dem Embryo nicht untersucht worden ist. Die Gründe, warum ich mich mit der Voraussetzung MEYERS von der Entstehung des unpaaren letzten Ausführganges beider Nephridien nicht einverstanden erklären kann, habe ich bereits weiter oben dargelegt.

Der eigenartige Bau und die eigenartige Entwicklung der thoracalen Nephridien veranlaßt uns zu der Frage, auf welche Weise eine derartige Form von Excretionsorganen entstehen konnte, und in welcher Beziehung diese letzteren zu den normalen Nephridien der Anneliden stehen? Die Antwort hierauf kann einstweilen natürlich nur hypothetischer Natur sein. Wie bereits gesagt worden ist, bestehen die Nephridien der Abdominalsegmente bei *Spirographis* und den übrigen Serpulidae nur aus einem sich direkt nach außen öffnenden Trichter und entbehren völlig eines drüsigen Abschnittes. Die Funktion dieses letzteren übernimmt wahrscheinlich irgend ein Teil des dissepimentalen Peritoneums, aus welchem sich der drüsige Abschnitt bei denjenigen Anneliden entwickelt, welche einen solchen besitzen. Es ist wohl möglich, daß gerade diese excretorischen Bezirke des Peritoneums an der Bildung der Wandungen des neuen Thoracalnephridiums Anteil nehmen, welches im Bereich der bei der Regeneration in Thoracalsegmente sich verwandelnden Abdominalsegmente aus dem excretorischen Cölothel einer ganzen Reihe von Segmenten aufgebaut wird. Was nun den ectodermalen, im Bereiche der zu regenerierenden präthoracalen Segmente liegenden ectodermalen Abschnitt betrifft, so scheint mir derselbe, in Anbetracht der Anordnung seiner Anlage an der Seitenlinie und seines eigenartigen späteren Entwicklungsganges, eine Bildung sui generis zu sein, welche dem präthoracalen Körperabschnitt, und zwar nur bei den Sedentaria, eigentümlich ist.

Umwandlung der abdominalen Parapodien in thoracale.

Die vorderen abdominalen Segmente des regenerierenden Wurmstückes verwandeln sich, wie wir dies gesehen haben, ihrem inneren Bau nach allmählich in thoracale Segmente, und zwar infolge davon, daß die thoracalen Nephridien in ihnen nach hinten zu wuchern, während die Fettzellen verschwinden. Bis zu einem gewissen Grade parallel mit diesem Vorgange verläuft auch die äußere Verwandlung dieser vorderen Segmente, wobei das dem Regenerat zunächst anliegende Segment den Anfang macht, worauf die immer weiter und weiter vom Regenerat entfernt liegenden Segmente nachfolgen. In ihren allgemeinen Zügen ist diese Verwandlung, welche hauptsächlich in dem Verschwinden der alten Borstentaschen und dem Auftreten neuer ihren Ausdruck findet, bereits in der Arbeit von Vaney und Conte beschrieben worden, und es erübrigt hier nur einige Worte über die histologischen Prozesse dieser Verwandlung zu sagen.

Das dorsale Parapodium eines abdominalen Segmentes stellt ein kleines »Flößchen« mit einer Reihe kleiner, hakenförmiger Borsten (Torus uncinigerus) dar, welche sich dank einer unter derselben hinweggehenden Falte des etwas höher liegenden Epithels der Haut sehr scharf abhebt (Fig. 22 *atu*). Die der dorsalen Körperwand angehörende Hälfte dieser Falte besteht aus einem dünnen, einschichtigen Epithel, die andre Hälfte dagegen, welche zum Bestande des »Flößchens« gehört, ist beträchtlich dicker, indem sie ganz aus großen einzelligen Schleimdrüsen aufgebaut wird. Dieses Schleimepithel geht in ein dünneres, aber mehrschichtiges Epithel über, in welchem die Chitinhäkchen hervorgebracht werden; letzteres Epithel bildet einen schmalen Wulst, welcher von oben nach unten verläuft, wobei an dem oberen, dorsalen Ende die ältesten und am weitesten entwickelten Häkchen gelegen sind, während diese nach dem unteren Ende zu immer jünger werden; am alleruntersten, unter die Seitenwand des Körpers reichenden Ende sind sogar erst die Anlagen von Häkchen zu beobachten. Das untere Ende geht wiederum in einen durch Schleimdrüschen verdickten Bezirk der lateralen Körperwand über, welcher das »Flößchen« von dem stark nach der Seite vorspringenden ventralen Parapodium (Torus setigerus) abgrenzt (Fig. 22 *x*); dieses Parapodium ist allseitig von Schleimepithel umgeben.

Bei der Regeneration des Vorderendes beginnen die Häkchen schon ziemlich früh aus dem dorsalen, die Borsten dagegen aus dem ventralen Parapodium herauszufallen. Auf den folgenden Stadien beginnt das die Häkchen hervorbringende Epithel sich zu ebnen und seine Differenzierung zu verlieren, indem es den Charakter eines einschichtigen hohen Cylinderepithels annimmt (Fig. 24 *atu*), welches sich in keiner Weise von dem Epithel der dorsalen Körperwand unterscheidet; die Zellen des konischen ventralen Parapodiums dagegen fangen an, von dessen Gipfel nach innen zu, an die Stelle der ausgefallenen Borsten zu wandern, wo sie allmählich einer vollständigen Degeneration verfallen (Fig. 24 *atu*); hierbei werden ihre Kerne kleiner und verlieren ihre frühere Gestalt, während die protoplasmatischen Abschnitte zu einer gemeinsamen faserigen Masse zusammenfließen, welche in einem scharf konturierten Säckchen von wahrscheinlich peritonealem Ursprunge enthalten ist (Fig. 25 *ats*). Späterhin fällt dieses Säckchen mit degeneriertem Gewebe wahrscheinlich gänzlich nach außen aus, da ich ein Kleinerwerden desselben, z. B. durch die Tätigkeit von Phagocyten, nicht beobachtet habe.

Die Muskelfasern des alten ventralen Parapodiums werden von Phagocyten zerstört, während sich die protoplasmatischen Teile mit den Kernen nach der Oberfläche des degenerierenden Parapodiums zurückziehen. Der Prozeß der Muskelzerstörung beginnt noch vor den äußeren Veränderungen an der Borstentasche.

Einige Zeit nachdem die alten Parapodien verschwunden sind, beginnt die Neubildung der thoracalen Parapodien. Der Epithelbezirk (*x*), welcher das dorsale abdominale Parapodium von dem ventralen trennt und ausschließlich aus langgezogenen Schleimzellen besteht, dedifferenziert sich, und zwar von seinem oberen und unteren Rande angefangen. Die Dedifferenzierung besteht darin, daß der schleimige Inhalt der Zellen verschwindet und die Zellen selbst viel kürzer werden, während die Kerne um das Doppelte und Dreifache an Größe zunehmen, so daß das Epithel an dieser Stelle durchaus an das junge Epithel regenerierender Teile erinnert (Fig. 23 u. 27 *ee*). Es muß hierzu bemerkt werden, daß sich an diesen Epithelbezirk, während seiner Verwandlung in ein embryonales Epithel, Fettzellen aus der Körperhöhle dicht anlegen (Fig. 25 *fz*), was an anderen Teilen der Körperwand nicht der Fall ist und augenscheinlich mit der Dedifferenzierung in irgendwelchem Zusammenhange steht; vielleicht dienen diese Zellen zur Aufnahme von Substanzen, welche zu dieser Zeit von dem Epithel abgeschieden werden, doch läßt sich ihre Rolle am toten Objekte natürlich nicht mit Sicherheit feststellen.

In derselben Reihenfolge, in der die Dedifferenzierung des Schleimepithelbezirkes vor sich geht, erfolgt auch dessen sekundäre Differenzierung, und noch zu der Zeit, wo ein beträchtlicher Teil desselben unverändert bleibt, beginnen sich an dessen unterem, an das alte dorsale Parapodium anstoßenden Rande, die häkchenförmigen Borsten des neuen thoracalen Flößchens herauszubilden (Fig. 24 *x*). Dieser Prozeß erfolgt in der Weise, daß einige Zellen des entdifferenzierten Epithels um das Doppelte und Dreifache an Umfang zunehmen, indem sie sich auf diese Weise in Chätoblasten des neuen Parapodiums verwandeln; sodann nehmen die Chätoblasten eine runde Gestalt an und senken sich etwas unter das Epithel, indem sie nach außen Chitin abscheiden, welches eine von ihrem inneren Ende, d. h. dem Chätoblasten aus an Größe zunehmende zugespitzte Nadel bildet (Fig. 25, *ttn*).

Der ebenfalls vor dem mittleren Teil des Epithels dedifferenzierte obere Teil des Epithels wird durch die Vermehrung seiner Elemente papillenförmig vorgestülpt; aus den Wandungen dieser Papille senken sich ebenfalls einzelne große Zellen — Chätoblasten — unter das Epithel, welche umfangreicher und dabei leichter zu erkennen sind, weil ihr Protoplasma sich dunkler färbt, als dasjenige der Flößchenchätoblasten. Auch diese Zellen scheiden Chitin nach außen ab, allein viel intensiver, und da die spitzen Gipfel dieser Chitinnädelchen nur wenig aus der Papille nach außen hervorragen und das Wachstum der Borste hauptsächlich innerhalb der Körperhöhle vor sich geht, so werden die Chätoblasten an der Basis der Borsten hierdurch tief in diese Höhle hinein verschoben, indem sie die abgerundete Basis der langen konischen Borstentasche bilden (Fig. 24 *tts*). Was die Muskeln dieser neuen Parapodien betrifft, so entstehen dieselben augenscheinlich aus einer dünnen Muskelschicht, welche in den gewöhnlichen abdominalen Segmenten dem schleimabsondernden Zwischenraum zwischen den dorsalen und den ventralen Borstensäcken dicht anliegt. Mit der Veränderung des Schleimepithels dedifferenzieren sich auch diese Zellen, wobei ihre Kerne etwas an Umfang zunehmen, sich mit dem sie umgebenden Protoplasma von den Fasern abtrennen und durch direkte Teilung, wie sie bei ihnen häufig beobachtet wird, neue Muskelzellen entstehen lassen, aus denen sodann neue Muskelfasern hervorgehen. Solange die Anlage der Borstentasche nur wenig in das Innere der Körperhöhle hineinragt, liegen ihr die benachbarten Muskeln der Körperwand in Gestalt einer nur wenig dickeren Schicht an; je tiefer diese Anlage aber in die Körperhöhle hereindringt, um so weiter zieht dieselbe auch die an ihr anwachsenden Muskelfasern mit sich fort.

Die Entwicklung der neuen Parapodien an den alten abdominalen Segmenten, wobei letztere sich zu thoracalen Segmenten umwandeln, erfolgt demnach auf Kosten der Elemente des entdifferenzierten Schleimepithelbezirkes an der Seitenwand des Körpers zwischen dem dorsalen und dem ventralen alten Parapodium. Der neue Torus uncinigerus (das Flößchen) reicht auf älteren Regenerationsstadien mit seinem oberen, jungen Ende bis zu dem Torus setigerus heran; sein weiteres Wachstum zwingt diesen letzteren sich wenigstens in den ersten postthoracalen

Segmenten etwas nach dem Rücken hin zu verschieben, wie dies auch in den Segmenten des prothoracalen Abschnittes der Fall ist.

Bei der Bildung der neuen thoracalen Parapodien an den alten abdominalen Segmenten habe ich einen interessanten Fall von Anomalie beobachtet, welcher augenscheinlich einen atavistischen Charakter aufweist. Diese Anomalie bestand darin, daß sich an dem zweiten neuen postthoracalen Segmente, neben dem dorsalen Parapodium, dicht an dessen dorsaler Oberfläche ein Büschel wurmförmiger Hautfortsätze gebildet hatte (Fig. 26 *c*), welche nach oben gewendet waren und in ihrem Innern ein kompliziertes Netz von Blutgefäßen aufwiesen. Dieses Bündel stellt zweifellos eine der einfachsten Kiemenformen der Polychäten dar, wie sie vielleicht den Ahnen von *Spirographis* eigentümlich war, indem bei den übrigen, normalerweise mit parapodialen Kiemen versehenen Serpulaceen, diese Kiemen das Aussehen einzelner, aber verästelter Hautfortsätze besitzen (*Lanice*, *Amphiglene*). Nicht verästelte parapodiale Kiemen finden wir z. B. bei den Spioniden.

Schlußfolgerungen.

Es erweist sich demnach, daß an dem regenerierenden Stück des abdominalen Abschnittes von *Spirographis* ein Pygidium hervorwächst, welches eine unbestimmte, aber sehr große Anzahl neuer abdominaler Segmente ergibt; an seinem vorderen Ende dagegen bildet sich eine Anlage, welche sich in vier Segmente differenziert, und zwar das Mundsegment (Mundkegel), das Kragensegment und die zwei ersten borstentragenden Segmente, welche in ihrer Gesamtheit den prothoracalen Abschnitt dieser Serpulide ausmachen; durch partielle Veränderungen in den sechs vordersten alten Segmenten bildet sich dagegen der hintere thoracale Abschnitt.

Wenn wir die Regeneration des Vorderendes von *Spirographis* mit der gleichen Erscheinung bei den Spionidae und den Oligochaeta limicola vergleichen, finden wir, daß bei ersteren aus dem vorderen Regenerate die vier prothoracalen Segmente gebildet werden, bei letzteren dagegen ebenfalls eine bestimmte Anzahl sogenannter Kopfsegmente; dabei ist der Entwicklungsgang des Mesoderms in den vorderen Regeneraten aller dieser Anneliden der gleiche und unterscheidet sich wesentlich von demjenigen in den hinteren Regeneraten, indem das Mesoderm hier aus besonderen, verhältnismäßig großen, regelmäßige Keimstreifen ergebenden Keimzellen gebildet wird, während in den Anlagen der Kopf- oder Prothoracalsegmente die mesodermalen

Gebilde sich aus einer gemeinsamen, ungeordneten Masse kleiner Zellen herausdifferenzieren; diese letzteren Zellen verdanken ihren Ursprung zum Teil den alten mesodermalen Elementen, zum Teil aber den Zellen des äußeren Epithels. Die Ähnlichkeit der prothoracalen Segmente von *Spirographis* und demnach auch aller übrigen Serpulaceen mit den Kopfsegmenten der Spionidae und Oligochaeta geht aber noch weiter und kommt auch in dem definitiven Bau dieser Abschnitte zur Geltung: in ihnen legt sich das Mesoderm, ebenso wie in den Kopfsegmenten, stets dicht um den Darm, ohne Raum für einen Darmsinus frei zu lassen; die Genitaldrüsen fehlen unbedingt, und aus dem mesodermalen Endothel werden niemals Chloragogen- und Fettzellen gebildet. In Anbetracht der angeführten gemeinsamen Züge in Bau und Neubildung sind wir berechtigt die prothoracalen Segmente der Serpulaceae mit den Kopfsegmenten der übrigen Chaetopoda zu identifizieren.

Der einzige und dabei wichtige Unterschied in den prothoracalen Segmenten besteht darin, daß in ihnen Nephridien angelegt werden, während für die Kopfsegmente der übrigen Anneliden gerade die Abwesenheit von Segmentalorganen ein charakteristisches Merkmal bildet. Wir müssen jedoch daran erinnern, daß im prothoracalen Abschnitte eigentlich nur der Trichter, der Wimperkanal und der ectodermale Abschnitt eines Paares thoracaler Nephridien angelegt wird; dabei entspricht der mesodermale Wimperkanal dem Kanal der gewöhnlichen Segmentalorgane aber nicht, indem er aus einem besonderen Sacke gebildet wird, welcher den Bestandteil eines der prothoracalen Segmente darstellt und dessen Höhle daher einen Abschnitt der sekundären Leibeshöhle bildet. Die Mesodermzellen, und zwar speziell die Zellen des dissepimentalen Peritoneums, beginnen an der Bildung des echten excretorischen drüsigen Abschnittes des Nephridiums erst dann Anteil zu nehmen, wenn dieser, nach hinten anwachsend, bereits in die postthoracale Region eintritt, d. h. in das Bereich der alten, den Rumpfsegmenten entsprechenden Abdominalsegmente.

Der ectodermale Teil des Nephridiums ist viel komplizierter eingerichtet, als der gewöhnliche ectodermale Ausführgang der Segmentalorgane und besteht aus einem von der Seitenlinie nach unten und hinten gerichteten Säckchen und einem engen, von der Seitenlinie nach oben verlaufenden Kanal. Nach den Einschlüssen in den Zellen des Sackes zu urteilen, kommt diesem letzteren gleichfalls eine excretorische Funktion zu. Seine Befähigung, selbständig zu funktionieren, wird dadurch bewiesen, daß z. B. bei *Psygmobranchus* nach Meyer überhaupt kein postthoracales mesodermales Excretionsorgan vorhanden ist und das gesamte Nephridium auf die ersten prothoracalen Segmente beschränkt ist.

Sehr instruktiv ist nach Meyer das thoracale Nephridialsystem bei *Lanice conchilega.* Hier finden sich Nephridien sowohl in den pro- wie auch in den postthoracalen Abschnitten, allein dieselben sind nicht miteinander verbunden und funktionieren beide selbständig. Die prothoracalen Nephridien bestehen aus drei Trichtern und Wimperkanälen, welche in einen gemeinsamen Sack (nach Analogie mit *Spirographis* von ectodermalem Ursprung) übergehen; letzterer mündet durch einen engen Kanal an der dorsalen Körperseite nach außen. Die postthoracalen Nephridien besitzen einige durch selbständige Kanäle in einen gemeinsamen Nephridialgang mündende Trichter; dieser Gang zieht sich in Gestalt eines engen Sackes durch den gesamten postthoracalen Abschnitt und entsteht aus dem Peritoneum der Dissepimente. Wahrscheinlich haben wir es hier mit einer mehr ursprünglichen Form des Nephridialsystems zu tun, welche durch Verschmelzung der jederseitigen pro- und postthoracalen Nephridien jene Form ergeben hat, wie wir sie bei *Spirographis* und den übrigen Serpulaceae sehen, die aber, wie durch die Erscheinungen bei der Regeneration bewiesen wird, selbständige Quellen der Entstehung aufweist. Der postthoracale Abschnitt des Nephridiums von *Spirographis*, oder die postthoracalen Nephridien von *Lanice*, sind nur differenzierte Rumpfnephridien; sein prothoracaler Abschnitt dagegen, oder die prothoracalen Nephridien von *Lanice* und *Psygmobranchus*, repräsentieren — auf Grund ihrer eigenartigen Gestalt, wie auch wegen der Entstehung ihres drüsigen Abschnittes aus dem Ectoderm auf den Seitenlinien — Bildungen sui generis, wie sie nur in den prothoracalen Segmenten angetroffen werden. Dies wird auch durch die von E. Meyer beschriebene eigenartige Entstehungsweise des sackförmigen Abschnittes während der Embryonalentwicklung der thoracalen Nephridien von *Psygmobranchus* aus einer großen Zelle bestätigt, welch etztere retroperitoneal zwischen den Blättern des Dissepimentes des prothoracalen Segmentes liegt, während der excretorische Abschnitt des Nephridiums für gewöhnlich aus den Zellen des Peritoneums entsteht.

In Anbetracht von allem oben Mitgeteilten wird man annehmen können, daß die prothoracalen Segmente der sedentären Polychäten den Kopfsegmenten der übrigen Polychäten völlig entsprechen. Die postthoracalen Segmente repräsentieren, wie dies aus den Erscheinungen bei der Regeneration hervorgeht, nur differenzierte abdominale oder gewöhnliche Rumpfsegmente; der Umstand, daß dieselben keine chloragogene und Fettzellen enthalten, stellt bereits eine sekundäre Erscheinung dar.

Bei den in Röhren lebenden Würmern kommt es demnach, abgesehen von andern Veränderungen, im Zusammenhange mit der sedentären Lebensweise zu einer Differenzierung der Rumpfsegmente in thoracale und abdominale Segmente.

St. Petersburg, im Januar 1908.

Nachtrag.

Eine Untersuchung der inneren und histologischen Prozesse bei der Regeneration der Polychaeta sedentaria finden wir nur in der Arbeit von J. Nusbaum (»Vergleichende Regenerationsstudien«) über die Regeneration von *Amphiglene.* Dieser Autor hat jedoch die Regeneration von *Amphiglene* zusammen mit derjenigen von *Nereis* untersucht, einer Form, welche sich ihrem Baue nach beträchtlich von ersterer unterscheidet; Nusbaum war nur bemüht mehr allgemeine Fragen aufzuklären, hauptsächlich aber die Regeneration des Darmes, des Nervensystems und des Mesoderms, so daß viele wichtige Abweichungen in der Regeneration des Kopfes der sedentären Annelide von derjenigen bei den übrigen Anneliden von diesem Autor nicht bemerkt worden sind.

Was die von Nusbaum behandelten Fragen betrifft, so bildet, wie auch früher, die Frage über den Ursprung der Längsmuskulatur des Körpers den hauptsächlichsten Differenzpunkt zwischen seinen und meinen Ergebnissen: trotz sorgfältigem Studium von Querschnittserien durch das Hinterende von *Spirographis* habe ich die speziellen ectodermalen Anlagen zu den Seiten der Anlage des Bauchnervenstammes nicht bemerken können, aus denen nach Nusbaum die Längsmuskeln hervorgehen sollen. Allerdings treten bei *Spirographis* Mesodermzellen aus dem ventralen ectodermalen Epithel seitlich von der Anlage der Bauchkette heraus, allein aus diesen Zellen geht, ebenso wie dies bei *Nerine* der Fall ist, das ganze sekundäre Mesoderm hervor, d. h. sowohl die Längsmuskulatur des Körpers, wie auch das gesamte Peritoneum; diese Zellen entsprechen demnach den Keimzellen der Mesodermstreifen, welche sich in die Muskulatur und das Leibeshöhlenendothel differenzieren.

Es ist schwer zu sagen, wodurch sich dieser Widerspruch erklären läßt, um so mehr als Nusbaum in seiner letzten Arbeit seine diesbezüglichen Ergebnisse für *Nerine* und *Amphiglene* an einem neuen Objekt, und zwar an *Nereis*[1], bestätigt, während ich weder bei *Spirographis* noch bei *Nerine* jemals eine von den Mesodermstreifen abgesonderte ectodermale Anlage der Längsmuskulatur konstatieren konnte. Seitlich von den Zellgruppen, aus denen sich der Bauchnervenstamm entwickelt und in innigem Zusammenhang mit ihnen, liegen im Ectoderm in der Tat noch laterale Gruppen von Zellen, wie sie Nusbaum auf seiner leider ziemlich schematischen Zeichnung (Nr. 10, Fig. 39; *Nereis*) abbildet; auf Stadien, wo die Längsmuskelschicht nicht entwickelt ist, sind diese lateralen Gruppen bisweilen nur durch eine dünne Membran von der Leibeshöhle getrennt; dabei ist diese Membran häufig nach innen eingestülpt und bisweilen scheinbar ganz fehlend, jedoch auf dem nächsten Schnitte wieder sichtbar. Derartige Bilder konnten Nusbaum veranlaßt haben, hier eine Migration der Ectodermzellen anzunehmen, indem die Elemente der Leibeshöhle und des Ectoderms auf diesem Stadium nur schwer voneinander zu unterscheiden sind; allein erstens ist bei den ersteren das stellenweise Fehlen einer abgrenzenden Membran eine rein zufällige Erscheinung, ein regelmäßiges Heraustreten von Zellen aus diesen Gruppen, wie aus bestimmten Anlagen, ist nicht zu bemerken, und zweitens nehmen die lateralen Zellgruppen nicht im geringsten an Größe ab, sondern schließen sich voll und ganz auf den nächsten Stadien von den Seiten her der ursprünglichen Anlage des Bauchnervenstammes an.

Die Bilder von dem Bau des hinteren Körperendes, von wo die Mesodermanlage entsteht, sind sowohl bei der Regeneration als auch bei dem normalen Wachstum und der embryonalen Entwicklung sehr verwickelt; letztere repräsentieren, wie dies bereits weiter oben hervorgehoben worden ist, wenigstens in bezug auf ihre Organogenie, durchaus identische Prozesse. Seinerzeit kam auch N. Kleinenberg zu den gleichen Schlüssen bezüglich des Ursprunges der Längsmuskulatur des Körpers bei der Larve von *Lopadorhynchus*, wie sie Nusbaum für die Regeneration von *Nerine*, *Amphiglene* und *Nereis* mitteilt. Ich bin jedoch der Ansicht, daß gegen die Schlußfolgerungen von Nusbaum bezüglich dieser Frage unter anderm schon der Umstand spricht, daß trotz des großen Umfanges der entsprechenden embryologischen Literatur, die Angaben von Kleinenberg bis jetzt noch keine Bestätigung durch die Untersuchungen späterer Autoren gefunden haben.

---

[1] J. Nusbaum, Weitere Regenerationsstudien. Diese Zeitschr. Bd. LXXXIX.

Auch die Entstehung der Dissepimentmuskulatur wird von Nusbaum in andrer Weise geschildert, als dies von mir geschehen ist. Leider war es mir nicht möglich, seine Beobachtungen an *Spirographis* nachzuprüfen, da die Dissepimentmuskeln bei dieser Form nur schwach entwickelt sind.

Bezüglich der Entstehung der Genitaldrüsen in dem hinteren Regenerate beschreibt Nusbaum bei *Nereis* das gleiche Herauswandern der Urgeschlechtszellen aus den alten Drüsen, wie ich es bei *Nerine* beobachtet habe. Dabei bemerkt dieser Autor jedoch, daß bei *Nereis* außer der retroperitonealen Wanderung der Urgenitalzellen auch noch ein Wandern derselben nicht auf dem bestimmten Wege, sondern direkt durch die sekundäre Leibeshöhle und durch die in statu nascendi befindlichen Dissepimente hindurch stattfindet. Ich halte es für durchaus möglich, daß die Urgeschlechtszellen bei gewissen Anneliden durch die sekundäre Leibeshöhle hindurchwandern (und zwar bei denjenigen, deren Genitaldrüsen nicht von dem Peritoneum umkleidet sind), vermute jedoch, daß diese Zellen, wie dies von Salensky für *Saccocirrus* besonders hervorgehoben worden ist, um ihre Lebensfähigkeit während der regelmäßigen und ziemlich lange andauernden Wanderung zu erhalten, bestimmte Bahnen einhalten müssen, auf welchen sie sich stets in der Nähe von Blutgefäßen fortbewegen können. In Anbetracht der Angaben von Nusbaum, daß seine Untersuchungen hauptsächlich an geschlechtsreifen Individuen von *Nereis* angestellt worden sind, glaube ich die Vermutung aussprechen zu können, daß die von diesem Autor in der Höhle des Regenerates beobachteten unregelmäßig gelagerten Urgeschlechtszellen zufällig dorthin geraten waren, nachdem sie sich in gleicher Weise von der Drüse abgelöst hatten, wie sich auch die Geschlechtsprodukte bei dem Durchreißen der sie umgebenden Hülle losreißen; diese Zellen konnten sodann ebenso zufällig in das Regenerat gelangt sein, indem die Dissepimente der vorderen regenerierten Segmente noch nicht ganz ausgebildet waren.

Nusbaum bemerkt ferner, daß von meiner Seite die Frage über die Hülle der neugebildeten Genitaldrüse offen gelassen worden ist. Für den Fall, daß dieser Punkt auch nach meiner Beschreibung (S. 16) nicht genügend aufgeklärt sein sollte, will ich hier bemerken, daß die Hülle der alten Genitaldrüse oder des alten Dissepimentes sich durchaus nicht hinter den wandernden Genitalzellen her in die Länge auszieht, sondern daß letztere auf ihrem ganzen Wege ausschließlich von einer Falte umhüllt sind, welche dem benachbarten Peritoneum desjenigen Körperbezirkes angehört, in welchem die Zellen sich in dem betreffenden Moment ihrer Wanderung befinden; die Hülle der neuen Genitaldrüse ist demnach ebenfalls nichts weiter, wie eine Falte des Peritoneums des betreffenden Segmentes. Ich schließe mich durchaus der Angabe von NUSBAUM an, wonach die Urgenitalzellen auch bei *Nerine* ihre Wanderung vermittels amöboider Bewegungen ausführen, indem keine andre Fortbewegungsweise dieser Zellen denkbar ist.

St. Petersburg, im April 1908.

Literaturverzeichnis.

1. COSMOVICI, Glandes génitales et organes ségmentaires des Annélides Polychètes. Arch. Zool. Expér. T. VIII.
2. P. IWANOW, Die Regeneration der Segmente bei den Polychäten. Diese Zeitschrift. Bd. LXXXV. 1906. 1879/80.
3. N. KLEINENBERG, Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Ibidem. Bd. XLIV. 1886.
4. E. MEYER, Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitteil. zool. Station Neapel. Bd. VII. 1887.
5. — Studien über den Körperbau der Anneliden. Ibidem. Bd. VIII. 1888.
6. — Studien über den Körperbau der Anneliden. Ibidem. Bd. XIV. 1901.
7. — Die Organisation der Serpuliden und Hermelliden (russisch). Arbeiten d. naturwiss. Gesellsch. bei d. K. Universität Kasan. T. XXVI. 1893.
8. MORGAN, Die Regeneration (übersetzt v. MOSZKOWSKY). 1907.
9. J. NUSBAUM, Vergleichende Regenerationsstudien. Diese Zeitschrift. Bd. LXXIX. 1905.
10. — Weitere Regenerationsstudien an Polychäten. Ibidem. Bd. LXXXIX. 1908.
11. W. SALENSKY, Etudes sur le développement des annélides. Archive Biologique. T. III. 1882.
12. — Morphologische Studien an Würmern (II, III, IV). Mémoires de l'Académie Impériale d. Sciences d. St. Pétersbourg, VIII. Série, Vol. XIX, Nr. 11. 1907.
13. W. SCHIMKEWITSCH, Über den atavistischen Charakter der Linsenregeneration bei Amphibien. Anat. Anzeiger. Bd. XXI. 1902.
14. E. SCHULZ, Aus dem Gebiete der Regeneration. Diese Zeitschrift. Bd. LXVI. 1899.
15. — Etudes sur la régénération chez les vers (russisch). Travaux d. Société Imp d. Naturalistes St. Pétersbourg. T. XXXIV. 1904.
16. VANEY et CONTE, Recherches expérimentales sur la régénération chez Spirographis Spallanzanii. C. R. Soc. Biol. Paris. 1898.
17. WILLEM et MINNE, Recherches expérimentales sur l'excrétion chez quelques annélides. Mém. Cour. Acad. Sc. Belgique. T. LVIII. 1900.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

a, Auge;
aa, provisorische vordere Antennen;
aana, neurale Anlage der vorderen Antennen;
As, Abdominalsegmente;
ats, abdominaler Torus setigerus;
atu, abdominaler Torus uncinigerus;
Bg, ventrales Blutgefäß;
Bs, ventraler Nervenstamm;
D, Darm;
1 *d,* 2 *d,* Dissepimente;
ena, ectodermale Anlage des Nephridiums;
fz, Fettzelle;
Hts, hinterer thoracaler Abschnitt des Körpers;
K, Kopfkiemen;
Kn, knorpeliges Stützskelet der Kopfkiemen;
kr, Kragenlappen;
kz, Keimzellen der Mesodermstreifen;
nw, Wand des Nephridiums;
O, Mundöffnung;
og, optisches Nervencentrum;
ohg, oberes hinteres Paar der oberen Schlundganglien;
ol, Oberlippe;
omg, oberes medianes Schlundganglienpaar;
pa, provisorische hintere Kopfantennen;
pana, neurale Anlage der hinteren Antennen;
ph, Höhle des Prosoma;
pt, Peritoneum;
Pts, vorderer thoracaler Abschnitt des Körpers;
r, Rostrum;
scha, provisorische Scheitelantennen;
scho, Scheitelorgan;
se, Stirneinsenkung;
sk, Schlundcommissur;
stna, subtrochale Neuralanlage;
tr, Trichter des thoracalen Nephridiums;
tts, thoracaler Torus setigerus;
ttu, thoracaler Torus uncinigerus;
uhg, unteres hinteres Paar der oberen Schlundganglien;
ul, Unterlippe;
usg, erstes Ganglienpaar der Bauchkette;
wg, Wimpergrube;
wk, Wimperkanal des Nephridiums.

Tafel XX.

Fig. 1. Junges (5 Tage altes) vorderes Regenerat, von der Ventralseite gesehen. *k,* Anlagen der Kopfkiemen; *o,* Mundöffnung.

Fig. 2. 10 Tage altes vorderes Regenerat, von der Ventralseite gesehen. *kr,* Anlage des Kragens; *ul,* Anlage der Unterlippe.

Fig. 3. 2 Wochen altes vorderes Regenerat, im Profil. Umwandlung der abdominalen Parapodien in thoracale. *ats,* abdominaler Torus setigerus; *atu,* abdominaler Torus uncinigerus; *tts,* thoracaler Torus setigerus; *ttu,* thoracaler Torus uncinigerus; *Pts,* vordere thoracale Segmente.

Fig. 4. 5 Wochen altes vorderes Regenerat, im Profil. *Hts,* hintere thoracale Segmente; *as,* abdominale Segmente.

Fig. 5. Querschnitt durch ein hinteres Regenerat, unmittelbar hinter der Analöffnung. *Kz,* Keimzellen der Mesodermstreifen. *Bs,* Bauchnervenstamm.

Fig. 6. Frontalschnitt durch die vordere Wand eines vorderen Regenerates ganz am Anfang der Regeneration. *mz,* aus dem Ectoderm austretende Mesodermzellen.

Fig. 7. Sagittalschnitt durch das Prostomium und die Mundöffnung. *omg*, vorderes mittleres Ganglienpaar; *ohg*, oberes hinteres Ganglienpaar; *kn*, knorpeliges Stützgewebe des Kopfkiemenskelettes.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch das vordere Regenerat, etwas seitlich von der Mundöffnung. *se*, Stirneinsenkung; *ol*, Oberlippe; *stna*, Neuralanlage der Stirneinsenkung (subtrochale Neuralanlage).

Fig. 9. Sagittalschnitt durch das vordere Regenerat auf einem etwas älteren Stadium der Regeneration. *se*, Stirneinsenkung; *ol*, Oberlippe; *ul*, Unterlippe; *kr*, Anlage des ventralen Kragenlappens; 1*s*, 2*s* u. 3*s*, die drei Segmente, in welche das vordere Regenerat zerfällt (prothoracale Segmente); *r*, Mundkegel.

Fig. 10. Sagittalschnitt auf dem gleichen Stadium wie Fig. 9, aber näher von der Mundöffnung. *uhg*, hinteres unteres Ganglienpaar; *sk*, Schlundcommissur; *usg*, erstes Ganglion der Bauchnervenkette.

Fig. 11. Frontalschnitt durch ein sehr junges vorderes Regenerat auf den ersten Stadien der Bildung des oberen mittleren Paares der oberen Schlundganglien (*omg*). *scho*, Scheitelorgan.

Tafel XXI.

Fig. 12. Schiefer Horizontalschnitt (parallel der Richtung der Schlundcommissuren) durch ein ziemlich weit fortgeschrittenes Regenerat. *sk*, Schlundcommissuren; *se*, Boden der frontalen Einsenkung; *uhg*, hinteres unteres Paar der oberen Schlundganglien; *a*, Auge.

Fig. 13. Auge auf einem Frontalschnitt durch das vordere Regenerat; *og*, optisches Centrum; *apw*, pigmentierte Augenwandung; *gk*, Glaskörper; *ch*, Cuticulaklümpchen.

Fig. 14 u. 15. Sagittalschnitt durch die vordere Wand des Prostomium, etwas links von der Medianfläche; *wg*, Wimperrinne (» Riechorgan «).

Fig. 16. Die nach oben umgebogenen Enden der Wimperrinne (*wg*) auf einem Frontalschnitt durch das vordere Regenerat.

Fig. 17. Ein ähnlicher Schnitt wie Fig. 14 u. 15, aber näher zur Medianlinie und rechts von derselben. *scha*, provisorische Scheitelantenne.

Fig. 18. Frontalschnitt durch die vordere Wand eines Regenerates (Vergrößerung der Fig. 11). *omga*, paarige Anlagen des vorderen mittleren Paares der oberen Schlundganglien; *scho*, Scheitelorgan.

Fig. 19. Sagittalschnitt durch die vordere Wand des Prostomium, etwas rechts von der Medianlinie. *aa*, provisorische vordere Antenne; *pa*, provisorische hintere Antenne.

Fig. 19*a*. Dasselbe bei stärkerer Vergrößerung. *pana*, Neuralanlage der provisorischen hinteren Antenne; *omg*, unterer Teil des oberen medianen Ganglions.

Fig. 20. Ein ähnlicher Schnitt auf einem jüngeren Stadium der Regeneration. *pa*, Anlage der provisorischen hinteren Antenne; *aana*, Nervenanlage der vorderen Antenne.

Fig. 21. Sagittalschnitt durch ein sehr junges Regenerat, etwas seitlich von der Mundöffnung. Die aus dem alten Nervenstamm hervorwachsenden Nervenfasern (*anf*) und die neuen Fasern aus dem vorderen medianen Paare der oberen Schlundganglien (*juf*), welche späterhin zur Bildung der Schlundcommissur zusammentreten.

Verwandlung der abdominalen Parapodien in thoracale.

Fig. 22. Lage der Parapodien auf dem Querschnitt durch ein abdominales Segment. *x*, Bezirk des Schleimepithels der Haut.

Fig. 23. Parapodien eines abdominalen Segmentes vor dessen Verwandlung in ein thoracales Segment. Am Rande des Bezirkes *x* haben die Schleimzellen angefangen sich zu Epithelzellen von embryonalem Bau zu differenzieren (siehe Fig. 27).

Fig. 24. Prozeß des Ersatzes der Parapodien. Aus dem oberen Rande des differenzierten Bezirkes *x* hat sich der Torus setigerus, aus dem unteren Rande dagegen der Torus uncinigerus des thoracalen Segmentes gebildet (*tts* und *ttu*); der mit keinen Borsten besetzte Überrest des Bezirkes *x* bringt allmählich neue Uncini hervor. *ats*, degenerierender alter Torus setigerus.

Fig. 25. Degeneration des alten Torus setigerus. *fz*, Fettzellen der Körperhöhle.

Fig. 26. Anormale Bildung eines Kiemenbüschels (*c*) bei der Umwandlung eines abdominalen Segmentes in ein thoracales.

Tafel XXII.

Fig. 27. Differenzierung von Schleimzellen (*sz*) des Bezirkes *x*.

Regeneration der thoracalen Nephridien.

Fig. 28. Horizontalschnitt durch ein sehr junges vorderes Regenerat. *ena*, ectodermale Anlage des Nephridiums; *ph*, Höhle des Prostomium; I, II, III, Höhlen des ersten (Kragen-), zweiten und dritten prothoracalen Segmentes; 1 *d*, 2 *d* u. 3 *d*, doppelte Blätter des ersten, zweiten und dritten Dissepimentes.

Fig. 29. Ein dem auf Fig. 28 abgebildeten zunächstliegender Horizontalschnitt bei stärkerer Vergrößerung; in dem Bezirk *pt* beginnt das Peritoneum des vorderen Blattes im zweiten Dissepiment sich zur Wand des zukünftigen Wimperkanals zu verdicken.

Fig. 30. Horizontalschnitt auf einem späteren Stadium der Regeneration. Die ectodermale Anlage der Nephridien tritt mit der Höhle des ersten Segmentes (*I*) in Verbindung.

Fig. 31. Die ectodermale Anlage des thoracalen Nephridiums (*ena*) auf einem Querschnitt durch das vordere Renegerat. *tr*, Trichter; *ph*, Höhle des Prosoma; *I*, Höhle des ersten Segmentes; *dk*, der nach der dorsalen Seite zu der unpaaren Ausführöffnung verlaufende Nephridialkanal.

Fig. 32. Dasselbe bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 33. Frontalschnitt durch das vordere Regenerat. Durchbrechung des dritten Dissepimentes durch die Anlage des Nephridiums. 1 *d* u. 2 *d*, das erste, mit dem zweiten verklebte Dissepiment; *I*, Höhle des ersten Segmentes, zu dem Wimperkanal verengert; 2 *dh*, hinteres Blatt des zweiten Dissepimentes.

Fig. 34. Dasselbe, etwas näher nach der Dorsalseite hin. *tr*, Trichter.

Fig. 35. Frontalschnitt durch das fünfte und sechste postthoracale Segment. *D*, die rechte Wand des Darmes; *N*, Nephridium.

Fig. 36, 37 u. 38. Teile des vorhergehenden Schnittes am Orte der Berührung des distalen Nephridiumendes mit dem siebenten Dissepiment. *6d*, Überreste des sechsten Dissepimentes, dessen Zellen sich in die Wandung des Nephridiums (*nw*) versenken; *fz*, Fettzellen.

Die Entwicklung der Brustflossen und des Schultergürtels bei Exocoetus volitans.

Von

K. Derjugin.

(Aus dem Anatomischen Institut in Leipzig [Prof. C. Rabl] und dem Zoologischen Institut in St. Petersburg [Prof. W. Schimkewitsch].)

Mit Tafel XXIII—XXVI.

Einleitung.

Das zur vorliegenden Arbeit dienende Material ist von mir im Sommer des Jahres 1902 in der Zoologischen Station zu Neapel gesammelt worden. Es ist mir eine angenehme Pflicht, der Administration der Station für die Erlaubnis, mich auf der Station arbeiten zu lassen und für die Lieferung des Materials für die Entwicklung der Knochenfische meinen Dank auszusprechen. Die Eier von *Exocoetus* kommen ziemlich selten vor, und ihr Fund ist zufällig. Die Eier sind ziemlich groß (1,8 mm im Durchmesser), und ihre ganze Menge wird an eine Stelle abgelegt. Jedes Ei hat ein Büschelchen seidenartiger weißer Fäden, durch die es mit den andern Eiern verbunden ist. Diese Fäden bilden zusammen ziemlich dicke Schnüre, die die ganze Menge der Eier an die Algen befestigen. Im Stadium von ungefähr 35 Urwirbeln ist die Hülle des Eies so fest an die linke Hälfte des Kopfes befestigt, daß, wenn man die Hülle abheben will, auch ein Teil des Kopfes abgerissen wird.

Im Sommer des Jahres 1902 bekam ich zwei Portionen Laich von *Exocoetus*, die eine vom 8. Juli, die andre vom 12. Juli. Doch die erste Portion erwies sich als mehr, die zweite als weniger weit entwickelt. Übrigens war es wahrscheinlich das Ende der Eiablage, da schon am 6. Juli drei junge *Exocoetus* im Meere gefangen und mir geliefert worden waren.

Vorliegende Arbeit gründet sich hauptsächlich auf die Stadien der zweiten Portion vom 12. Juli. Doch sind auch in diesen Stadien die Embryonen schon ziemlich gut entwickelt, und der jüngste, welchen ich fand, hatte 23—25 Urwirbel.

Der mir gelieferte Laich wurde in ein Aquarium (12. Juli, $11^1/_2$ Uhr morgens) gebracht. Nach 5 Tagen (17. Juli, morgens) fingen die Embryonen an auszuschlüpfen. Das letzte Stadium, schon mit gut entwickelten Flossen, ist am 23. Juli konserviert. Bei den Embryonen mit ungefähr 35 Urwirbeln beginnen die dunkelbraunen Pigmentzellen zu erscheinen, die ein wenig später sich sehr kräftig entwickeln, so daß die Embryonen fast schwarz aussehen. Am siebenten Tage der Entwicklung wurden die Embryonen in einer Nacht sehr blaß. Das entstand dadurch, daß die Fortsätze der Pigmentzellen, die in den vorhergehenden Tagen wie mit einem Netze fast den ganzen Embryo umhüllt hatten, jetzt sehr kurz geworden und die Zellen in einfache Pigmentflecken umgewandelt waren.

Die Embryonen mit 40 Urwirbeln sind 2,8 mm lang. Während der weiteren Entwicklung krümmen sich die Embryonen sehr stark, wobei der Schwanz, sich nach rechts oder links wendend, bis zum Kopf gelangt und sich mit seinem Ende an ihn so fest anlegt, daß es kurz vor dem Ausschlüpfen ziemlich schwer ist, den Schwanz abzutrennen, ohne den Kopf zu beschädigen.

Das letzte Stadium aus dieser Portion wurde von mir am elften Tage der Entwicklung im Aquarium konserviert. Die Embryonen sind schon ganz ausgebildet, haben sich in junge Fischchen verwandelt, sind gerade geworden und haben 6 mm Länge erreicht. Aus dieser Portion habe ich 16 Stadien bekommen. Das Material ist in drei Flüssigkeiten fixiert: Flüssigkeit von GILSON, Flüssigkeit von MINGAZZINI und Sublimat — Eisessig.

Im Sommer desselben Jahres erhielt ich in Neapel einige Exemplare von jungen *Exocoetus*, welche schon frei im Meere geschwommen hatten. Außerdem verschaffte mir auf meine Bitte die Station zu Neapel noch einige Exemplare von jungen *Exocoetus*. Auf diese Weise ergab sich für mich eine ganze Reihe von jungen *Exocoetus* von 10 bis 33 mm (Fig. 31) Länge, wodurch es möglich wurde, die Entwicklung des Skelettes der Brustflossen und des Schultergürtels zu untersuchen.

Die Untersuchung über die Entwicklung der Gliedmaßen bei den Fischen haben zurzeit zwei Kategorien von Fragen in den Vordergrund gerückt: die eine von ihnen hängt mit der Entwicklung der Muskeln zusammen, die andre mit der Entwicklung der Skeletelemente.

Natürlich verdienen in beiden Fällen diejenigen Erscheinungen besonderes Interesse, welche auf die metamere Entstehung der Gliedmaßen hinweisen.

Es schien, als ob die Entwicklung der Selachierflossen ein so klares Beispiel von metamerer Entstehung darstelle, welche sowohl in den Muskelknospen, als auch in den Skeletelementen und in den Nerven ausgedrückt ist, daß es keiner weiteren Beweise zu ihrer Begründung bedürfe.

In letzter Zeit ist es gelungen, eine ganz analoge Erscheinung auch bei andern Gruppen von Fischen festzustellen. MOLLIER hat typische Muskelknospen und dementsprechende Skeletelemente und Nerven in den Brustflossen des Störs gefunden. SALENSKY hat ganz Ähnliches beim Sterlet und beim *Ceratodus*[1] nachgewiesen.

Auf diese Weise ist die Frage über die metamere Entstehung der Brustflossen der Ganoiden (und Dipnoer) aufgeklärt, obgleich noch WIEDERSHEIM in seinem bekannten Werke: »Das Gliedmaßenskelet der Wirbeltiere« (1892) gesagt hatte, daß bei den Ganoiden und Teleostiern keine Muskelknospen vorhanden seien, und daß sie in dieser Hinsicht ganz gesondert daständen.

Die Frage über die metamere Entstehung der paarigen Flossen der Teleostier ist viel verwickelter. Dies rührt teilweise augenscheinlich davon her, daß die Gruppe der Teleostier, als die jüngere und höher spezialisierte, weiter von dem Urtypus der Entwicklung abgewichen ist; anderseits ist die technische Seite der Arbeit an den Teleostiern an und für sich, infolge der Beschaffenheit ihres Eies und ihrer Gewebe, äußerst schwierig. In der gegenwärtigen kurzen Abhandlung habe ich nicht die Absicht, die ganze Literatur anzuführen, welche in dem einen oder andern Maße die Entwicklung der paarigen Flossen der Teleostier berührt; ich möchte nur die grundlegenden Arbeiten erwähnen, auf welche ich mich wiederholt in meinen ferneren Ausführungen berufen werde — es sind namentlich folgende: die von SWIRSKLI (1880), WIEDERSHEIM (1892), BOYER (1892), DUCRET (1894), CORNING (1895), HARRISON (1895), GUITEL (1896), SWINNERTON (1906) und HALLER (1906).

In allen diesen Arbeiten treten, wie oben erwähnt, hauptsächlich zwei vorherrschende Themen hervor, welche durch die Gliedmaßentheorie hervorgehoben sind: 1) Die Entwicklung der Flossenmuskulatur und das mit ihrer Ausbildung zusammenhängende Erscheinen der ventralen Urwirbelfortsätze, 2) die Entwicklung des Skelettes, wie die der freien Flossen, so auch die der Gliedmaßengürtel. In den Arbeiten von BOYER, CORNING und HARRISON wird nur die erste Frage diskutiert, in denen von SWIRSKI, HALLER und SWINNERTON — nur die zweite, in denen von WIEDERSHEIM, DUCRET und GUITEL — beide Fragen.

---

[1] SEMONS Standpunkt ist unten erwähnt.

Besonders strittig und verwickelt ist die Frage über die Muskelknospen. Ihre mächtige Entwicklung bei den Selachiern, das Vorkommen und die Beteiligung derselben bei der Bildung der Muskeln der paarigen Flossen von *Acipenser* (MOLLIER, SALENSKY) und sogar von *Ceratodus* (SALENSKY, SEMON) läßt schon theoretisch dieselben bei den Teleostiern vermuten.

Und tatsächlich haben auch BOYER, CORNING, DUCRET, HARRISON und GUITEL bei der Entwicklung der paarigen Flossen der Teleostier die Fortsätze der ventralen Teile der Urwirbel beobachtet, ganz ähnlich den Muskelknospen der Selachier und Ganoiden. Genannte Verfasser gehen in ihrer Meinung, was die Erklärung ihres ferneren Schicksals betrifft, auseinander.

Die Frage hierüber scheint noch enger gefaßt, da selbst HARRISON, welcher den Urwirbelfortsätzen jede Teilnahme an dem Aufbau der Brustflossenmuskulatur der Teleostier abspricht, eine solche an dem Aufbau der Muskeln der Bauchflossen, die seiner Meinung nach einen primitiveren Charakter beibehalten haben (wenigstens hinsichtlich des M. adductor profundus), annimmt. Indem wir daher die Frage über die Entwicklung der Bauchflossen beiseite lassen, wo die Teilnahme der Muskelknospen an dem Aufbau der Muskeln nicht solche Meinungsverschiedenheiten hervorruft, wenden wir uns zur Besprechung der Frage über die Brustflossen und ihres Gürtels. Wir wollen freilich auch die zweite Frage — die Entwicklung der Skeletelemente — nicht vergessen. Was die Entwicklung der in die Brustflossen eintretenden Nerven betrifft, so stehen sie gewöhnlich im Einklang mit den Muskelknospen; daher ist in vorliegender Abhandlung ihrer Entwicklung und ihrem Vordringen in die Brustflossen keine besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Das Material für *Exocoetus*, dessen paarige Flossen, wie bekannt, in riesige flügelartige Organe mit mächtig entwickelten Muskeln auswachsen, welche ihnen die Fähigkeit, in der Luft über dem Meeresspiegel zu fliegen, geben, schien mir zur Aufklärung einiger Momente der Entwicklung geeignet. Entsprechend Obengesagtem zerfällt meine Arbeit natürlicherweise in zwei Teile. In den jüngeren Stadien ist eine besondere Aufmerksamkeit auf die Erklärung der wichtigen Frage nach der Entstehung der ventralen Urwirbelfortsätze und deren fernerem Schicksal gerichtet. In den älteren Stadien sind hauptsächlich die Fragen in den Vordergrund gerückt, welche mit der Entwicklung der Skeletelemente des vorderen Gliedmaßengürtels und der freien Flosse der Teleostier verbunden sind. Der größte Teil der Arbeit ist in dem Anatomischen Institut der Universität zu Leipzig, im Laboratorium von Prof. C. Rabl, ausgeführt. Einzelne Teile der Arbeit sind im Zoologischen Laboratorium der Universität zu St. Petersburg, Laboratorium von Prof. W. Schimkewitsch, gemacht worden. Ich benutze diese Gelegenheit, meine tiefgefühlte Erkenntlichkeit Herrn Prof. C. Rabl auszusprechen für die liebenswürdige Erlaubnis, in seinem Laboratorium arbeiten zu dürfen und für die wertvollen Hinweise, von denen ich wiederholt Gebrauch gemacht habe. Ich sage ferner meinen besten Dank Herrn Prof. W. Schimkewitsch für seine unaufhörliche Teilnahme an meiner Arbeit, was mir möglich machte, wiederholt im Auslande zu arbeiten.

Historisches.

Bevor ich zu meinen selbständigen Beobachtungen übergehe, halte ich es für nicht unnütz, einen kurzen Überblick über den gegenwärtigen Stand der Frage von den ersten Momenten der Entwicklung der Brustflossen der Fische vorauszuschicken.

Die Frage nach der Beteiligung der Somatopleura an dem Aufbau der Brustflossen und der Bildung der Ectodermfalte ruft keinen besonderen Zwiespalt hervor. Es ist schon vollkommen klar erwiesen, daß die Brustflosse der Teleostier als Verdickung der Somatopleura (sog. Pectoralplatte von Boyer) angelegt wird, über welcher ein wenig später zuerst eine Verdickung, später aber eine Falte des Ectoderms entsteht. Fortlaufende Ectodermfalten, welche Brustflosse mit Bauchflosse verbinden, wurden bei den Teleostiern nicht angetroffen. Übrigens ist dank den Beobachtungen von C. Rabl festgesetzt worden, daß auch bei den Embryonen der Selachier eine derartige fortlaufende Falte, wie sie früher Balfour auf Grund seiner nicht genügend ausführlichen Untersuchung vermutet hatte, nicht existiert.

Die Frage nach dem ferneren Schicksal der Somatopleuraverdickung und inwieweit sie an dem Bau der Brustflossen teilnimmt, ist viel komplizierter. Die Verfasser, welche den Teleostiern die Existenz der Muskelknospen absprechen oder die glauben, daß die bei den Teleostiern angetroffenen Urwirbelfortsätze überhaupt an dem Aufbau der Brustflossenmuskulatur nicht teilnehmen, übertragen die ganze Rolle an dem Aufbau der Muskeln sowohl als auch an dem der Skeletelemente der Brustflossen jener Somatopleuraverdickung.

Der entgegengesetzte Standpunkt (Ducret, Guitel), ohne freilich über genügende faktische Grundlagen zu verfügen, setzt voraus, daß die Muskeln auf Kosten der Elemente der Muskelknospen sich entwickeln, welche den Urwirbeln entspringen, daß aber die Somatopleuraverdickung die Skeletelemente und das Bindegewebe der Brustflossen bildet.

Zahlreiche Arbeiten über die Entwicklung der Selachier und auch die neuesten Arbeiten über die der Ganoiden (Mollier, Salensky) und der Dipnoer (Salensky) bestätigen die Richtigkeit des letzteren Standpunktes für diese drei Gruppen.

Semons Arbeit über die Entwicklung der Brustflossen des *Ceratodus* widerspricht prinzipiell, wie mir scheint, den Beobachtungen an demselben Tiere von Salensky nicht, da auch nach seinen Untersuchungen die Elemente von mindestens drei Urwirbelfortsätzen (5—7) an dem Aufbau der Brustflossenmuskulatur bei *Ceratodus* teilnehmen.

So erscheint bisher die Frage über die Muskelknospen oder, allgemeiner gesagt, über die ventrolateralen Fortsätze der Urwirbel (Myotomic proliferations von Boyer, Urwirbelknospen von Corning, Urwirbelfortsatz und Muskelfortsatz von Harrison, Bourgeons musculaires von Guitel, Urwirbelfortsatz von Mollier, Muskelknospen vieler andrer) nur in bezug auf die Brustflossen der Teleostier überaus strittig; ein Analogieschluß nach dem Verhalten andrer Fische ist nicht überzeugend genug, weil er, in der Morphologie angewandt, nicht selten zu irrigen Schlüssen geführt hat. Bei dieser Frage erlaube ich mir ausführlicher zu verweilen. Die Literatur bis 1892 liefert kein einigermaßen wertvolles Material zur Lösung dieser Frage.

Infolgedessen bespreche ich nicht die Arbeiten von Oellacher (1878), Emery (1879—80), A. Agassiz (1882), Ryder (1882—86), Kingsley und Conn (1883), Prince (1886), Ziegler (1887), McIntosh und Prince (1887—88), welche die Frage über die Entwicklung der Gliedmaßen bei den Teleostiern betreffen, um so mehr, da eine Übersicht derselben schon von Guitel gegeben wurde.

Ich will nur die neueren Arbeiten, vom Jahre 1892 angefangen, anführen.

Wiedersheim (1892) hatte die Muskelknospen nicht nur bei den Teleostei (*Esox*, *Salmo salar*, *Labrax*) übersehen, mit denen er sich, was diese Frage anlangt, überhaupt wenig befaßte, sondern auch bei *Acipenser sturio*. Der letztere Fall ist besonders eigentümlich; in

Fig. 86, Tafel IX, welche einen Querschnitt durch die Brustflossen eines Störembryos darstellt, fallen zwei Zellmassen auf, welche an der Basis der Brustflossenanlage gelegen sind. Der Autor nennt sie »Zusammengeballte Mesoblastzellen«, aus denen die Muskulatur der Flosse hervorgeht. Gegenwärtig kann auf Grund der Arbeiten von Mollier (1897) und Salensky (1898), die ich durch meine eignen, an den Präparaten von Prof. C. Rabl gewonnenen Beobachtungen, *Acipenser sturio* betreffend, bestätigen kann, als bewiesen gelten, daß wir es hier nicht mit einzelnen Gruppen von Mesoblastzellen, sondern mit den sogenannten »sekundären Muskelknospen« zu tun haben, welche durch Teilung aus den primären Muskelknospen hervorgehen, die ihrerseits aus den ventralen Abschnitten der Urwirbel hervorwachsen. Deshalb ist es nicht zu verwundern, daß Wiedersheim (S. 176) die Bildung von Muskelknospen bei den Ganoidei und Teleostei in Abrede stellt.

In seiner gediegenen Arbeit über die Entwicklung des Mesoderms und der ersten Stadien der Brustflossenanlagen bei *Fundulus*, fand Boyer (1892) drei von den drei vordersten Urwirbelpaaren abgehende Fortsätze (»myotomic proliferations«). Obschon diese drei Fortsätze, nach Boyers Ansicht, hauptsächlich die Bauchmuskulatur des Körpers bilden, so scheiden sie doch Zellen aus, welche in die Brustflossenanlage eindringen und sich vielleicht am Aufbau der Muskeln beteiligen[1]. Auf Grund seiner Untersuchungen kommt Boyer zu einem Schluß, der seinen Beobachtungen logisch widerspricht — er stellt bei *Fundulus* die Existenz echter Muskelknospen in Abrede.

Bei *Trutta lacustris* fand Ducret (1894) im Gebiete der Brustflossen 6—7 Muskelknospen. Er beobachtete ihr Eintreten in die Brustflossenanlage und ist überzeugt, daß sie zur Bildung der Flossenmuskeln dienen. Allein der Autor gibt nicht an, welche Urwirbel Muskelknospen abgeben und welche von diesen Knospen in die Brustflossenanlage eintreten und wirklichen Anteil an der Bildung der Flossenmuskulatur nehmen. Es gelang Ducret nicht, die technischen Schwierigkeiten, welche die Untersuchung der Teleostei darbietet, zu überwinden; er konnte nicht die Elemente der Muskelknospen von denen der Somatopleura unterscheiden, welche die Hauptmasse des

---

[1] Es ist leicht möglich, daß, wenn Boyer die Muskelknospen auf den nächstfolgenden Entwicklungsstufen gesucht hätte, er dieselben auch an den Ursegmenten gefunden hätte, welche hinter dem dritten Paare gelegen sind; gleichzeitig hätte er ihre deutlichere und innigere Verbindung mit den Brustflossen gesehen. Ein großer Mangel dieser Arbeit ist, daß nur Schnitte untersucht wurden und Präparate in toto nicht zur Anwendung kamen.

Mesenchyms der Extremitätenanlage ausmachen. Deswegen gibt z. B. Fig. 6 der Tafel I eine vollkommen irrige Vorstellung vom Prozesse, und die Erläuterungen des Autors, welche der Abbildung beigefügt sind, und welche beweisen sollen, daß fast die ganze Anlage als ein Derivat der Muskelknospen anzusehen ist (in Wirklichkeit wird sie ja, umgekehrt, fast ganz auf Kosten der Somatopleura gebildet), verwickeln die ganze Frage noch mehr und verdunkeln das Bild von der Entstehung der Mesodermanlagen der Brustflossen. Deshalb kann die Behauptung Ducrets, er hätte die Entwicklung der Muskelfibrillen aus den Muskelknospen innerhalb der Brustflosse bei *Trutta lacustris* beobachtet, nicht überzeugend sein, besonders für diejenigen, welche jegliche Beteiligung von Urwirbelfortsätzen am Aufbau der Brustflossen der Teleostei in Abrede stellen.

Im Jahre 1895 sind zwei Arbeiten erschienen, welche beide die Frage von der Entwicklung der paarigen Flossen der Teleostei und von der Bedeutung der Urwirbelfortsätze, behandeln; das sind: die Arbeit Cornings über die Forelle und *Esox lucius* und die Arbeit Harrisons über *Salmo salar*. Corning fand beiderseits an den ventralen Abschnitten der Urwirbel, vom zweiten bis zum sechsten einschließlich, fünf Knospen (er nannte sie »ventrale Urwirbelknospen«). Diese Knospen wachsen in die mesodermale Masse der Somatopleura der primären Extremitätenanlage hinein und nehmen am Aufbau der Muskeln teil. Die Verwandlung der Zellen dieser Knospen in Muskelzellen hat Corning nicht beobachtet; ebensowenig hat er die hinter dem sechsten Urwirbel gelegenen Abortivknospen bemerkt. In seiner fast gleichzeitig mit der Arbeit von Corning erschienenen eingehenden Arbeit kam Harrison zu vollkommen entgegengesetzten Resultaten. Er hat ebenfalls konstatiert, daß von den ventrolateralen Abschnitten der Urwirbel bei *Salmo salar* Fortsätze abgehen, allein er behauptet, daß sie gar keinen Anteil an der Bildung der Brustflossenmuskulatur nehmen. Nach Harrison schwindet der zuerst erscheinende Fortsatz des ersten definitiven[1] Urwirbels, indem er in eine Gruppe mesenchymatöser Zellen zerfällt. Die Fortsätze des zweiten, dritten und vierten Urwirbels liegen cranialwärts von der Brustflossenanlage; sie trennen sich später von den betreffenden Urwirbeln ab und bilden den M. coracohyoideus (van Wijhe, Dohrn), welcher das Schulterskelet mit dem Zungenbein verbindet. Der Fortsatz des fünften Urwirbels wächst bis zur Basis der Brustflossenanlage, trennt sich von seinem Urwirbel ab, dringt aber auch nicht in die Flossenanlage hinein; sein weiteres Schicksal blieb für den Autor unaufgeklärt. Die caudalwärts gelegenen Urwirbel bilden, nach HARRISON, Fortsätze, aber nicht in Form einzelner Stämmchen wie die vorderen; bald vereinigen sich diese Fortsätze zu einer Platte von Muskelgewebe, welches den Dottersack umwächst und später die Rumpfmuskulatur der Bauchseite bildet. Es wird hier also die ganze Muskulatur der Brustflossen auf Kosten der Elemente der Somatopleuraverdickung gebildet, d. h. des Mesoderms, welches auch das Skelet der Brustflossen, sowie des Schultergürtels bildet. HARRISON gibt zu, daß nur einzelne Zellen sich vom zweiten bis vierten Fortsatze abtrennen und sich zur mesenchymatösen Brustflossenanlage gesellen. Diese Urwirbelfortsätze vergleicht HARRISON nicht mit den Muskelknospen der Selachier, sondern mit besonderen Fortsätzen der Urwirbel, die bei den Selachiern die Bauchmuskulatur bilden. Es sei ins Gedächtnis gerufen, daß HARRISON in derselben Arbeit und ebenfalls bei *Salmo salar* beobachtet hat, daß sich einige Muskeln der Bauchflossen (z. B. M. adductor profundus) auf Kosten der typischen Muskelknospen der betreffenden Urwirbel bilden.

---

[1] Der Autor gibt an, daß sich anfangs am Vorderende noch ein Urwirbel bildet, welcher jedoch alsbald vollständig in mesenchymatöse Zellen zerfällt.

Nach dem Erscheinen dieser Arbeiten einigte sich CORNING, wenn ich mich nicht irre, auf dem Anatomenkongreß zu Basel mit HARRISON in betreff der Frage vom Schicksal der Urwirbelfortsätze, d. h. er gab zu, daß sie bei den Teleostei gar keinen Anteil an der Bildung der Brustflossenmuskulatur nehmen.

Im darauffolgenden Jahre, 1896, erschien eine umfangreiche Arbeit von GUITEL über die Entwicklung der paarigen Flossen bei *Cyclopterus*. Leider befaßt sich der Autor zu eingehend mit den äußerlichen Momenten der Entwicklung, ohne auf das Wesen der Erscheinungen einzugehen; das macht sich besonders fühlbar in der wichtigen Frage vom Schicksal der Muskelknospen.

Nach GUITEL treiben bei *Cyclopterus* die Urwirbel, vom zweiten bis zum neunten, Fortsätze — die Muskelknospen; der erste Urwirbel bildet keinen Fortsatz. Allein das weitere Schicksal dieser Fortsätze ist vom Autor nicht mit genügender Deutlichkeit verfolgt worden, und die Umwandlung ihrer Zellen in die Muskeln der paarigen Flossen hat GUITEL nicht gesehen. Die Muskelknospe des zweiten Urwirbels liegt cranialwärts von der Brustflossenanlage; die dritte, vierte und fünfte Muskelknospe tritt in die Brustflossenanlage ein. Was diese drei letzten Knospen anlangt, so spricht der Autor die Vermutung aus, daß sie am Aufbau der Muskulatur der vorderen Extremitäten von *Cyclopterus* teilnehmen. Die Muskelknospen des sechsten und siebenten Urwirbelpaares bilden die Rumpfmuskulatur, während die des achten und neunten Paares in die Anlage der Bauchflossen eindringen und anscheinend die Muskulatur derselben bilden.

Wie aus dieser kurzen Übersicht der Arbeiten zu ersehen ist, welche sich mit der Entwicklung der Muskulatur der paarigen Extremitäten der Teleostei befassen, ist diese Frage noch sehr verwickelt und ungelöst. Nur DUCRET spricht sich bestimmt dahin aus, daß die Muskeln der Brustflossen aus Elementen der Urwirbel hervorgehen, d. h. aus den Muskelknospen. Allein, wie ich schon oben anführte, es sind die Resultate seiner Arbeit, wenigstens was diese wichtige Frage betrifft, wenig überzeugend, infolge einiger Mängel seiner Technik und seiner Beobachtungen, sowie der zu großen Ungenauigkeit seiner Abbildungen. BOYER und GUITEL drücken sich in dieser wichtigen Frage sehr unbestimmt aus und haben die direkte Umwandlung der Elemente der von ihnen entdeckten Urwirbelfortsätze in die Muskeln der Brustflossen nicht beobachtet. BOYER hält diese Fortsätze aus theoretischen Erwägungen nicht für Muskelknospen, während GUITEL dieselben, auch von theoretischen Erwägungen ausgehend, für solche ansieht und ihren Anteil am Aufbau der Brustflossenmuskulatur nicht in Abrede stellt.

Nur HARRISON stellt die Beteiligung der Urwirbelfortsätze am Aufbau der Brustflossenmuskulatur entschieden in Abrede und homologisiert dieselben mit den ventralen Fortsätzen (aber nicht den Muskelknospen) bei *Salmo salar*.

CORNING, welcher die Urwirbelfortsätze anfänglich für Muskelknospen hielt, gab anscheinend später diesen Standpunkt auf und stellte sich auf den Standpunkt von HARRISON.

In dem vor kurzem erschienenen Bd. III, T. 1, 1906 des Handbuches der vergl. u. exper. Entw. d. Wirbeltiere, faßt endlich MAURER, sich hauptsächlich auf Untersuchungen von BRAUS stützend, die Frage von der Entwicklungsart der Muskulatur der paarigen Extremitäten in folgende drei Sätze zusammen: 1) Die Urwirbel bilden jeder zwei primäre Muskelknospen (eine vordere und eine hintere), von denen jede sich in zwei sekundäre teilt (eine dorsale und eine ventrale = die Streck- und Beugknospen RABLS); diese sekundären Muskelknospen sind es nun, welche die Muskulatur der paarigen Flossen der meisten Selachier bilden (*Pristiurus*, *Torpedo*, *Mustelus*, selten *Spinax*). 2) Die Urwirbel geben nur je eine Muskelknospe ab, welche sich von ihrem Urwirbel abtrennt und in ihre Strukturelemente zerfällt, die Muskelfasern der Extremitäten bildend. Diese Bildungsweise trifft nur für *Spinax*, am vorderen Rande der Brustflossen, und in einigen Fällen für höhere Wirbeltiere zu. 3) Muskelknospen werden gar nicht gebildet; einzelne Zellelemente treten aus den Muskelplatten der Urwirbel heraus und vermehren sich inmitten des Mesenchyms der Extremitätenanlage. Diese Bildungsweise soll den meisten höheren Vertebraten eigen sein, sowie für *Pristiurus* und *Torpedo* (nach BRAUS) zutreffen, am hinteren Rande der Brustflossen. Für die Teleostei trifft nach MAURER die dritte Bildungsart zu, dabei stützt er sich hauptsächlich auf die Arbeiten von BOYER und HARRISON, d. h. es sollen in die Flossenanlagen diffuse Zellmassen eintreten, welche von der Urwirbelplatte abstammen. Allein MAURER ist gezwungen für die Bauchflossen der Teleostei eine Ausnahme zu machen, dabei bezieht er sich wieder auf HARRISONS Arbeit, nach welcher einige Muskeln der Bauchflossen von *Salmo salar* aus typischen Muskelknospen hervorgehen, welche vom inneren Rande einiger Urwirbel abstammen. Es resultiert also, daß bei den Teleostei zwei verschiedene Entwicklungsmodi der Muskelentwicklung in den Brust- und Bauchflossen zur Anwendung kommen, während bei den Selachii alle drei Entwicklungsarten vertreten sind. Allein, auch in bezug auf die Brustflossen entspricht der dritte Entwicklungsmodus von BRAUS-MAURER durchaus nicht der Anschauung HARRISONS, auf dessen Arbeit sich MAURER stützt. Nach HARRISONS Worten ist es »möglich, daß einzelne Zellen sich von der Peripherie dieses Zellstranges (d. i. des vierten Urwirbels) ablösen und sich mit dem Mesenchym der Flossen vermischen, wie ja BOYER annimmt« (S. 551). An andrer Stelle sagt HARRISON kategorisch: »Die Muskelanlagen der Flosse entstehen nach meinen Beobachtungen nicht aus Abkömmlingen der Muskelknospen, sondern als Differenzierungen des Mesenchyms der Flosse« (S. 558). Hier wird also die Muskulatur vom Mesenchym, d. h. vom Derivat der somatopleuralen Verdickung, gebildet, und nicht von Elementen, welche so oder anders aus den Urwirbeln hervorgegangen sind, wie es sogar nach der dritten MAURERschen Bildungsweise zu erwarten wäre.

Für die Dipnoi trifft nach MAURER der dritte Bildungsmodus zu, allein er ignoriert dabei die Arbeit von SALENSKY (1898)[1], welcher bei *Ceratodus* in der Brustflossenanlage fünf Muskelknospen fand. Die Amphibien zeigen nach MAURER auch seine dritte Bildungsart, obschon FIELD (1894) mit Bestimmtheit darauf hinweist, daß bei der

---

[1] Diese Arbeit ist natürlich MAURER unbekannt geblieben, da sie nicht einmal im Literaturverzeichnis angegeben ist.

Bildung der vorderen Extremitäten von *Amblystoma* sechs Muskelknospen anzutreffen sind. (Byrnes leitet die ganze Muskulatur der Extremitäten der Anura von der Somatopleura ab.) Für die Reptilien ist, nach Maurer, eine Modifikation des zweiten Bildungsmodus charakteristisch; hier muß er sich auf die Arbeiten von v. Bemmelen und Mollier stützen, welche Muskelknospen bei *Lacerta* nachgewiesen haben (nach Mollier sind deren sechs, vom neunten bis zum 13. Myotom, wobei sich die primären Knospen in sekundäre teilen, wie bei den Selachiern).

Bei den Vögeln und Säugetieren soll, nach Maurer, der dritte Modus bestehen. So gestaltet sich gegenwärtig die Frage von den Muskelknospen und von der Muskelentwicklung der paarigen Extremitäten. Es muß hervorgehoben werden, daß der Entwicklungsmodus der Muskelknospen bei *Acipenser*, wie ihn Mollier beschreibt (es bildet sich je eine primäre Muskelknospe, welche sich weiterhin in zwei sekundäre teilt) und Salensky bestätigte, mit keinem der drei Braus-Maurerschen Entwicklungsmodi vergleichbar ist. Der Forscher, welcher sich mit der Frage über die Entwicklung der Muskulatur der paarigen Flossen der Teleostei beschäftigt, hat es mit einer umfangreichen Literatur und mit einer Mannigfaltigkeit der ausgesprochenen Meinungen zu tun, und sein Streben muß dahin gehen, den Kern der Wahrheit aus verworrenen Auseinandersetzungen und ungenügenden Beobachtungen herauszuschälen. Die Technik der Bearbeitung des Teleostei-Materials ist eine sehr schwierige, und nicht einmal war sie das Hindernis, welches die Lösung der Grundfrage vom Schicksal der Urwirbelfortsätze (der Muskelknospen) hemmte.

Über die Bildung der somatopleuralen Verdickung, der Ectodermfalte und der Muskelknospen in der Brustflossenanlage von Exocoetus.

Meine eignen Beobachtungen über die Entwicklung der Brustflossen von *Exocoetus* beginnen mit einem Stadium, in welchem der Embryo 23 Urwirbelpaare besitzt. Da ich von diesem Stadium an nach sehr kurzen Zeitintervallen Material fixierte, kam ich in den Besitz einer ziemlich vollständigen Entwicklungsserie, welche es mir ermöglichte, den Entwicklungsprozeß der Brustflossen von *Exocoetus* Schritt für Schritt zu verfolgen. Es sei hervorgehoben, daß von den verschiedenen Färbungen, welche ich anwandte (Boraxkarmin, Hämatoxylin, Parakarmin, Alaunkarmin, Indigokarmin, Eosin u. a., sowie deren verschiedene Kombinationen), die vorzüglichsten Resultate mit dem neuen Hämatoxylin von Prof. H. Held erzielt wurden. Diese Farbe läßt alle fibrillären Elemente hervortreten, wobei sich die Muskelfibrillen schwarz färben; durch diese Färbung wird eine prachtvolle Differenzierung der Gewebe erzielt, wobei die Grenzen der einzelnen Zellen und der Zellschichten deutlich gemacht werden. Dieses Färbungsverfahren hat mir überhaupt einen großen Dienst geleistet bei der Klärung einiger dunkler Entwicklungsmomente der Brustflossenanlage. Eine große Rolle spielen auch Präparate in toto, besonders bei Feststellung der Anzahl der Muskelknospen, sowie der Reihenfolge ihres Auftretens.

Die ersten Entwicklungsstadien der Brustflossen von *Exocoetus* sind im allgemeinen mit denen von *Salmo* und andern von verschiedenen Autoren beschriebenen Knochenfischen identisch. Der jüngste Embryo (Fig. 1, Taf. XXIII), welcher mir für diese Arbeit zur Verfügung stand, besaß, wie schon oben angeführt, 23 Urwirbelpaare. Ungeachtet dieser verhältnismäßig großen Zahl von Urwirbeln, befindet sich die Augenlinse noch auf der Stufe einer Abspaltung vom Ectoderm. Die Gehörbläschen sind schon vom Ectoderm abgelöst, wenngleich ihre Wandung noch stark verdickt ist. Die Seitenplatten haben sich auch schon von den Urwirbeln abgetrennt, wobei sie im Gebiete des ersten Urwirbels ihren Anfang nehmen. Im mittleren Teile des zweiten Urwirbels beginnt sich die sogenannte Mittelplatte derselben zu verdicken, um die Vornierenkammern zu bilden; besonders stark entwickelt ist diese Verdickung im Gebiete des dritten Urwirbels, während sie vom vierten Urwirbel an nicht mehr zu sehen ist. Die Wolffschen Gänge sind noch nicht angelegt. Der Darmkanal ist ganz gut ausgebildet, obwohl sein Lumen noch gering ist und noch keine Seitenauswüchse vorhanden sind. Das ist die allgemeine Charakteristik des jüngsten Stadiums.

Was die Entwicklung der Brustflossen anlangt, so geben sich ihre Anlagen als mächtige Verdickungen der Somatopleura oder parietalen Seitenplatten zu erkennen (Fig. 1, *ppl*). Cranialwärts beginnt die Verdickung ein wenig abseits vom vorderen Rande des ersten Urwirbels; die Hauptmasse der Verdickung liegt in der Höhe des zweiten und dritten Urwirbelpaares, wobei hier die Seitenplatten samt der verdickten Somatopleura stark in die Breite ausgewachsen sind, die Grenzen der Urwirbel weit überragend. Vom vierten Urwirbel an fängt die somatopleurale Verdickung an kleiner zu werden, um im Gebiete des sechsten Urwirbelpaares in die einschichtige Seitenplatte überzugehen. Caudalwärts werden die Seitenplatten immer mehr eingezogen, indem sie sich in ihrer Breite verkürzen, und vom 13. Urwirbelpaare an ragen sie nicht über die Grenzen der höher liegenden Urwirbel hervor. Weiterhin caudalwärts bilden die Seitenplatten wieder Verdickungen der Somatopleura, welche zur Bildung der Bauchflossen bestimmt sind (Fig. 2). Ich erwähne dieser zweiten Verdickung hauptsächlich deswegen, weil sie nach HARRISONS Angaben bei *Salmo salar* fehlt. An den in toto angefertigten Präparaten ist diese Somatopleuraverdickung nicht zu sehen, da sie unter den Muskelplatten gelegen ist. Was die Muskelknospen anlangt, so haben sie sich in diesem Stadium noch nicht herausgebildet, obschon die ventrolaterale Kante der Cutisplatte der Ursegmente im Gebiete der vorderen Somatopleuraverdickung schon Anschwellungen zeigt, welche späterhin zu Muskelknospen heranwachsen. Die weitere Entwicklung von *Exocoetus* verläuft wie gewöhnlich, obschon nicht gleichmäßig, da man in ein und derselben Portion fixierten Materials Embryonen von ziemlich verschiedenen Entwicklungsstadien vorfindet, z. B. solche von 31—50 Urwirbelpaaren. Im Stadium von 33 Urwirbelpaaren beginnt sich das Linsenbläschen vom Ectoderm abzuschnüren, bleibt aber noch mit ihm in einer ziemlich breiten geweblichen Verbindung.

Die medialen Somatopleuraverdickungen der Seitenplatten bilden eine Falte aufwärts, aus welcher der WOLFFsche Gang hervorgeht. Diese Falte wird im vorderen Gebiete des vierten Urwirbelpaares gebildet; auf der Höhe des vorderen Randes des fünften Urwirbelpaares schnürt sie sich von der Somatopleura ab und verläuft caudalwärts in Gestalt eines kompakten Stranges — der Anlage des WOLFFschen Ganges. Indem die Urnierenkammerverdickung sich vom ersten bis beinahe zum sechsten Urwirbelpaare hinzieht, wächst sie in medianer Richtung aufwärts, in Form einer Abzweigung, welche über dem Darmrohre zur Aorta hin verläuft, dieselbe alsbald erreichend. Weiterhin caudalwärts sind die Seitenplatten einfach einschichtig. Dieses selbe Stadium fesselt unsre Aufmerksamkeit durch die Entwicklung der Sclerotome und der vertikal verlaufenden Gefäße, was auf Fig. 3, welche einen Horizontalschnitt darstellt, sehr deutlich zu sehen ist. Die Sclerotome schnüren sich von der inneren medialen Fläche der Urwirbel ab, während sich die Blutgefäße im Grenzgebiete zwischen ihnen befinden.

Im Stadium von 36—38 Urwirbelpaaren bildet das Darmrohr auf der Höhe des vierten Urwirbelpaares Ausstülpungen, aus denen sich später die Leber und die Schwimmblase entwickeln.

Endlich, bei Embryonen mit 50—55 Urwirbelpaaren — das letzte

Stadium, in welchem es noch gelingt, die Zahl der Urwirbelpaare festzustellen — gestaltet sich der allgemeine Entwicklungszustand folgendermaßen:

Der Schwanz fängt an sich stark nach rechts oder links zu krümmen. Die Linse hat sich ganz vom Ectoderm abgelöst. Beide Vornierenkammern sind jetzt gut ausgebildet und liegen im Gebiete des dritten und vierten Urwirbelpaares; eine jede von ihnen kommuniziert durch ein kurzes dickwandiges Urnierenkanälchen mit dem entsprechenden Wolffschen Gange; beide Wolffschen Gänge verlaufen weithin caudalwärts.

Im Gebiete der im vorhergegangenen Stadium gebildeten Darmverdickungen, jedoch schon auf der Höhe des fünften und sechsten Urwirbelpaares, treten zwei Auswüchse auf. Der rechte von ihnen stellt die Anlage der Leber mit einer sehr großen Gallenblase dar, während der linke in eine große Schwimmblase umgewandelt wird.

Welche Veränderungen gehen nun im Verlaufe dieser Entwicklungsstadien in der Anlage der Brustflossen vor sich? Dank einer vollständigen Serie aufeinander folgender Entwicklungsstadien können wir dieselben Schritt für Schritt verfolgen. Wir beginnen mit der Somatopleura. Die mächtige Verdickung derselben, die sogenannte Pectoralplatte — welche oben als für das jüngste meiner Entwicklungsstadien (23—25 Urwirbelpaare) charakteristisch bezeichnet wurde —, erfährt folgende Veränderungen. Sie wächst stark lateral- sowie caudalwärts aus und erstreckt sich vom Vorderende des zweiten bis zum sechsten Urwirbel. Gleichzeitig mit seiner flächenhaften Ausbreitung verdünnt sich die Somatopleuraverdickung in dorsoventraler Richtung, was ein Vergleich der Fig. 1 mit 4 und 5 deutlich veranschaulicht. Die Ectodermverdickung, welche in dem Stadium von 32 Urwirbelpaaren (Fig. 4) kaum zu bemerken ist, ist schon im nächstfolgenden Stadium von 36—38 Urwirbelpaaren (Fig. 5) scharf ausgeprägt. Diese Ectodermverdickung, welche später eine die Mesodermanlage der Extremität bedeckende Falte bildet, ist neben der Ectodermanlage der Seitenlinie gelegen, ein wenig abwärts von derselben (Fig. 5).

Im nächstfolgenden Stadium von 42 Urwirbelpaaren (Fig. 6) beginnt sich die Somatopleuraverdickung stark in vertikaler Richtung auszudehnen, wobei ihre Differenzierung deutlich wird, welche schon ihr nächstfolgendes Schicksal kennzeichnet. Diese ganze Verdickung, welche noch auf der vorhergehenden Entwicklungsstufe (Fig. 5) in dorsoventraler Richtung abgeflacht und lateralwärts ausgebreitet war, wird nun von beiden Seiten (d. h. von der medialen und lateralen Seite) zusammengezogen, wobei sie in die Höhe wächst und sich von den unterliegenden Zellgruppen abgrenzt.

Dieser Prozeß der Konzentration der somatopleuralen Anlage und ihrer Ausdehnung in die Höhe bewirkt die Bildung einer Ectodermalfalte (Fig. 6) im Gebiete der schon früher angedeuteten Verdickung des Ectoderms. Das Schicksal der Somatopleuralanlage ist vollkommen klargelegt. Auf den nächstfolgenden Entwicklungsstufen (Fig. 7, Taf. XXIII und Fig. 9, Taf. XXIV) streckt sie sich noch mehr in die Höhe, so daß die ganze Anlage an eine ein wenig in die Länge gezogene Mönchskapuze erinnert, es ist jetzt sehr schön zu sehen, wie sich in ihrer Mitte, in der Richtung von der Basis zum Gipfel, das Skeletstäbchen differenziert, welches später in craniocaudaler Richtung auswächst, die prochondrale Skeletplatte der gemeinsamen Anlage des Schultergürtels sowie der freien Flosse bildend. Die ganze übrige Masse der somatopleuralen Anlage bildet alle übrigen Skeletelemente (Hornfäden, Strahlen), sowie das Bindegewebe, wie wir weiterhin sehen werden. Allein, wenden wir unsre Aufmerksamkeit wieder den ventrolateralen Verdickungen der vorderen Urwirbelpaare des ersten Stadiums zu, und verfolgen wir, was mit ihnen geschieht, während die beschriebenen Veränderungen der somatopleuralen Anlage vor sich gehen.

Im Stadium von 28—30 Urwirbelpaaren sehen wir das Bild, das der in Fig. 3 abgebildete Horizontalschnitt zeigt. Der erste definitive Urwirbel[1] bildet keine Anschwellung, während eine solche schon deutlich am zweiten Urwirbelpaare zu sehen ist; dritter und vierter Urwirbel desselben Stadiums zeigen schon scharf ausgeprägte Fortsätze, und fünfter und sechster wieder nur Anschwellungen, welche die Bildung ebensolcher Fortsätze vorbereiten.

Obschon die Fortsätze des dritten und vierten Urwirbels in die Anlage der Brustflosse von *Exocoetus* eintreten, so ist das wahre Verhältnis derselben zur somatopleuralen Verdickung auf Horizontalschnitten nicht zu sehen. Zur Klärung dieser gegenseitigen Beziehungen müssen wir unsre Aufmerksamkeit den Fig. 4, 5 u. 6 zuwenden, welche auf Querschnitten die aufeinander folgenden Stadien des Eindringens dieser Fortsätze der Urwirbel in die Brustflossenanlage veranschaulichen. Wie es diese Schnitte zeigen, vermischen sich die Zellen der Urwirbelfortsätze nicht mit den Zellen der somatopleuralen Anlage, sondern bahnen sich den Weg unter dieser Anlage, indem sie auf diese Weise die Somatopleuralanlage in ihrer Mitte nach aufwärts drängen.

---

[1] Ich spreche vom definitiven Urwirbel deshalb, weil Harrison bei *Salmo* noch ein Urwirbelpaar beschreibt, welches vor dem definitiven gelegen ist, welches aber rasch in mesenchymatöse Zellen zerfällt. Vielleicht geschieht das in einem jüngeren Entwicklungsstadium, welches ich nicht besaß, da ich diese Erscheinung nicht beobachtet habe.

Ich mache auf diese Erscheinung deswegen besonders aufmerksam, weil andre Autoren, welche sich mit der Entwicklung der paarigen Flossen der Teleostei beschäftigten, diesen Prozeß ganz anders schildern.

Auf den nächstfolgenden Entwicklungsstufen bilden die Urwirbel des fünften, sechsten und siebenten Paares (Fig. 8 u. 10) mächtige Fortsätze, welche ebenfalls zur Anlage der Brustflossen hin auswachsen. Der Fortsatz des zweiten Urwirbels liegt vor der Anlage und scheint in dieselbe nicht einzudringen.

Ganz eigenartig ist die Konfiguration der Fortsätze des fünften, sechsten und besonders des siebenten Urwirbelpaares (Fig. 8). Um ihren entsprechenden Platz in der Anlage der Brustflosse einzunehmen, müssen sie sich in der Richtung nach vorn krümmen; eine besonders lange Strecke legt der Fortsatz des siebenten Urwirbels zurück. Interessant ist zu vermerken, daß, je kürzer die Strecke ist, welche jeder dieser Fortsätze zurückzulegen hat, eine desto unbestimmtere Form derselbe hat. So sind die Zellen des dritten und vierten Urwirbelfortsatzes lockerer gelagert, als die des fünften; während die Zellen des sechsten und besonders des siebenten ein kompaktes Stämmchen bilden. Eine Erklärung dieser Erscheinung sehe ich in der Phylogenie der Brustflossen der Teleostei, in ihrer stark ausgeprägten Konzentration in der Richtung kopfwärts.

Es treten also in die Brustflossenanlage von *Exocoetus* Fortsätze von nicht weniger als fünf (vom dritten bis zum siebenten) Urwirbelpaaren ein. Sind wir nun berechtigt diese Fortsätze der Urwirbel mit den Muskelknospen der Selachier und Ganoiden zu homologisieren? Eine Antwort darauf kann uns nur eine Klärung der Frage über ihr weiteres Schicksal geben. Versuchen wir es, hierin einen Einblick zu bekommen.

Wie ich schon oben sagte, treten diese fünf Fortsätze der Urwirbel in die Brustflossenanlage von ihrer medialen Seite ein, drängen sich unter der somatopleuralen Verdickung vor, dieselbe aufwärts vorschiebend, und erreichen endlich die laterale Grenze derselben (Fig. 6). Sodann gruppieren sich die Zellen dieser Fortsätze paarweise, median- und lateralwärts von der centralen Skeletanlage. Es entstehen so im allgemeinen diejenigen Bildungen, welche schon bei den Ganoiden beschrieben sind (Mollier), und welcher Prozeß als die Bildung sekundärer Muskelknospen gedeutet wird.

Eine ganze Serie von Präparaten, welche Quer-, Horizontal- und schräg horizontale Schnitte darstellen, veranschaulichen das sehr schön.

In Fig. 7 ist ein Paar solcher sekundärer Knospen zu sehen; in Fig. 8 zwei Paar ebensolcher Knospen. Um sich diesen Prozeß vorzustellen, muß im Auge behalten werden, daß alle fünf Urwirbelfortsätze mit ihren distalen Enden in die Brustflossenanlage an deren mittleren, medianen Seite eintreten. Deshalb sind sie an dieser Stelle dicht zusammengedrängt und lagern etwas aufeinander. Außerdem treffen Querschnitte durch den Körper von Embryonen dieser sowie älterer Stadien die Brustflossenanlage nicht in vertikaler, sondern in schräg vertikaler Richtung, infolge einer Verschiebung der Anheftungslinie der Flosse nach vorn und aufwärts, so daß der freie Rand der Flossenplatte caudalwärts ragt. So verläuft z. B. die Schnittrichtung auf Fig. 9 ein wenig schräg, wodurch es möglich wird, zwei Paar sekundärer Knospen zu sehen. Am vorderen und hinteren Ende der Brustflossenanlage liegen kompakte Somatopleuralmassen (kompakte Derivate der Pectoralplatte — *kdp*), welche aufwärts steigend sich zu einer festen Kappe vereinigen, die die Skeletplatte nebst den sekundären Knospen bedeckt. Deswegen kann ein Querschnitt durch die Mitte der Brustflossenanlage in diesen Stadien einen fast vollständigen Schwund der somatopleuralen Verdickung vortäuschen. In Fig. 9 ist die somatopleurale Verdickung wirklich nur über der Anlage gelagert, wobei sie nach unten eine centrale Skeletplatte herausgebildet hat. Diese irrige Vorstellung könnte zu einer weiteren irrigen Folgerung Anlaß geben, daß nämlich die zu beiden Seiten der Skeletplatte gelegenen Zellmassen aus der somatopleuralen Verdickung hervorgegangen sind, welche in den vorhergehenden jüngeren Stadien an deren Stelle sich befanden. Ich wiederhole, daß in der Mitte der Brustflossenanlage, dort, wo sich aus der somatopleuralen Verdickung die Skeletplatte herausdifferenziert hat, zu beiden Seiten derselben fünf Paar Zellgruppen gelegen sind, welche aus fünf Fortsätzen von ebensoviel Urwirbeln hervorgegangen sind. Aus diesem mittleren Gebiete ist die somatopleurale Verdickung, welche die Skeletplatte gebildet hat, nach der Oberfläche der Brustflossenanlage verdrängt, von wo aus dieselbe sich noch in Form einer kompakten Zellmasse nach unten ins craniale und caudale Gebiet der ganzen Brustflossenanlage hinzieht. Diese Verhältnisse sind, wie mir scheint, sehr gut in den Fig. 11 und 12 zu sehen. Der in Fig. 11 abgebildete Schnitt durch die Brustflossenanlage von *Exocoetus* verläuft in schräg-horizontaler Richtung, weswegen lateralwärts drei Gruppen von Zellen zu sehen sind, und medianwärts alle fünf. Diese Zellgruppen, welche sich vom umgebenden Gewebe scharf abheben, sind nichts andres als Derivate der Fortsätze der Urwirbel, d. h. die sekundären Muskelknospen. Im Centrum liegt die aus der somatopleuralen Verdickung hervorgegangene Skeletplatte, welche apicalwärts vom mittleren Abschnitt derselben überdacht wird, der hier zur Spitze der Brustflossenanlage vorgedrängt ist.

Die Schnittrichtung des in Fig. 12 abgebildeten Schnittes, welcher die sich in einem etwas vorgeschritteneren Stadium befindende Brustflossenanlage in der Nähe ihres Basalteiles getroffen hat, ist eine günstigere. Hier sehen wir ein nahezu symmetrisches Bild der gegenseitigen Lagebeziehungen aller die zukünftige Flosse bildenden Elemente. Man kann hier mit Bestimmtheit sagen, daß aus der Centralplatte das zukünftige Skelet des Schultergürtels sowie der freien Flosse hervorgeht. Die kompakten Zellmassen, welche die Skeletplatte von vorn und hinten umlagern (*kdp*) und sich bis zur Spitze der Flossenanlage aufwärts erstrecken (das kann man sich vorstellen, wenn man die Fig. 9 zum Vergleich heranzieht), bilden die Hornfäden, die Strahlen und das Bindegewebe; die fünf Paar kompakter Zellgruppen, welche symmetrisch zu beiden Seiten der Skeletplatte gelegen sind, stellen Derivate der Urwirbelfortsätze dar, wie es in Fig. 11 zu sehen ist, d. h. die sekundären Muskelknospen, welche zu den Muskeln der Brustflossen werden. Auf dieser Entwicklungsstufe beginnt schon die Vereinigung dieser Muskelknospen im proximalen Gebiete (d. h. an der Basis der Flossenanlage) zu einer Muskelplatte von jeder Seite; diese Vereinigung schreitet in distaler Richtung (d. h. zur Spitze) vorwärts. Es wiederholt sich hier also schließlich derselbe Vorgang, welchen Mollier beim Stör und W. Salensky beim Sterlet beschrieben haben.

Die Kompliziertheit und Verworrenheit der früheren Beobachtungen an den Teleostei findet ihre Erklärung in den Eigenschaften ihrer Gewebe und in technischen Schwierigkeiten. Während nämlich bei den Selachiern und Ganoiden die Elemente der Muskelknospen sich scharf von den Elementen der somatopleuralen Anlage unterscheiden, ist dieser Unterschied bei den Knochenfischen ein sehr geringer. Viele Autoren weisen sogar darauf hin, daß es unmöglich ist, diese Elemente zu unterscheiden. Außerdem dringen bei den Teleostei die Muskelknospen, wie mir scheint, etwas früher in die somatopleurale Anlage ein, als bei den Selachiern und Ganoiden, nämlich zu der Zeit, wo die somatopleurale Verdickung aus großen noch indifferenten Zellen besteht, welche noch keine Zeit hatten, sich in die zarten, verästelten Zellen des Mesenchyms zu verwandeln, während das beim Stör und den Selachiern zu dieser Zeit schon geschehen ist (wie ich es persönlich an Prof. C. Rabls Präparaten von *Acipenser sturio* und *Torpedo* gesehen habe).

Exocoetus hat sich, meiner Meinung nach, als günstiges Objekt zum Studium der von mir oben geschilderten Entwicklungsprozesse der Brustflosse der Teleostei, erwiesen. Ich habe bei *Exocoetus* auch die Bildung der sogenannten »Abortivknospen« der Urwirbel beobachtet, welche vom siebenten Urwirbelpaare caudalwärts liegen; allein diese Erscheinung ist bei einem andern Repräsentanten der Knochenfische, an welchem ich dieselbe eingehender zu erforschen gedenke, anscheinend schärfer ausgeprägt.

Die Urwirbelfortsätze, welche in die Brustflossenanlage von *Exocoetus* eintreten, fasse ich als primäre Muskelknospen auf, von welchen jede schon in der Flossenanlage je zwei sekundäre Muskelknospen bildet — ein Vorgang, welcher mit dem bei den Ganoiden beschriebenen vollkommen identisch ist (vgl. die Abbildungen von Mollier, 1897). Das Zusammenfließen der sekundären Muskelknospen jeder Seite, welches proximalwärts seinen Anfang nimmt, schreitet rasch aufwärts, und alsbald verschwindet jegliche Spur dieser gewesenen Knospen (Fig. 13). Jetzt haben wir zu beiden Seiten der Skeletplatte eine Muskelplatte (Fig. 13, *mpl*). Daß sich ihre Zellen wirklich in Muskelzellen verwandeln, ist sehr leicht zu beweisen, dank der prachtvollen Färbungsmethode von Prof. H. Held, welche es ermöglicht, das Auftreten der allerersten Muskelfibrillenanlage in den Zellen sichtbar zu machen (Fig. 14).

Der Entwicklungsgang der Brustflossenanlage bei *Exocoetus* weist, wie mir scheint, noch auf eine wichtige Erscheinung hin. Wie ich schon oben sagte, müssen sich die Muskelknospen des fünften, sechsten und besonders des siebenten Urwirbelpaares stark nach vorn krümmen, um in die Brustflossenanlage eintreten zu können. Das ist besonders deutlich in Fig. 8 und 10 und auf dem Mikrophotogramm 28 zu sehen. Eine ähnliche Erscheinung wurde auch schon von andern Autoren bei einigen andern Teleostei beobachtet. Eine Erklärung dieses Vorganges muß, meiner Meinung nach, nur in der Phylogenie der Flosse gesucht werden. Es ist möglich, daß sich bei den entfernten Vorfahren der Teleostei die somatopleurale Anlage der Brustflosse viel weiter caudalwärts erstreckte. Gegenwärtig nun findet das seinen Ausdruck einzig in einer Krümmung der betreffenden Muskelknospen, infolge einer Konzentration der Flossenanlage cranialwärts, da sie (besonders die Knospen des siebenten Urwirbelpaares) einen ziemlich weiten Weg zurücklegen müssen, um in die Flossenanlage zu gelangen.

Zum Schlusse der Schilderung meiner eignen Beobachtungen über die ersten Entwicklungsmomente der Brustflossen von *Exocoetus*, gebe ich eine photographische Wiedergabe eines Horizontalschnittes 28, auf welchem die primären Muskelknospen, sowie deren Eindringen in die Brustflossenanlage deutlich genug ausgeprägt ist, und welcher jeden Zweifel an der Richtigkeit der Schilderung und der Abbildungen beseitigt.

Die oben geschilderten Verhältnisse treten außerdem klar zutage in den von mir nach der plastischen Rekonstruktionsmethode hergestellten Modellen.

Das Endresultat des vorliegenden Teiles meiner Arbeit kann in folgende Worten zusammengefaßt werden: Bei der Entwicklung der Brustflossen der Teleostei wird zu allererst eine Verdickung der Somatopleura gebildet. Indem dieselbe aufwärts proliferiert, ruft sie die Bildung einer ectodermalen Falte hervor. Aus der somatopleuralen Verdickung werden gebildet: 1) die prochondrale Skeletplatte, welche für das Skelet des Schultergürtels, sowie der freien Flosse gemeinsam ist, 2) eine kompakte Zellenmasse, welche die Hornfäden, die Strahlen und das Bindegewebe liefert. Die Muskeln der Brustflossen werden auf Kosten der Elemente der Muskelknospen gebildet, welche in die Brustflossenanlage in Gestalt der Urwirbelfortsätze (jeder Fortsatz stammt von einem Urwirbel) hineinwachsen. Diese Fortsätze, welche zufolge einer Homologie mit ebensolchen Bildungen der Selachii und Ganoidei, als primäre Muskelknospen bezeichnet werden können, bilden je ein Paar sekundärer Knospen, nachdem sie in die Brustflossenanlage eingedrungen sind. Alsbald schmelzen die sekundären Muskelknospen zu einer einheitlichen Muskelplatte zusammen, deren Zellen sich in Muskelfibrillen umwandeln. Die Krümmung der hinteren Muskelknospen, besonders derjenigen, welche vom siebenten Urwirbel gebildet wird, weist auf den Prozeß der allmählichen Konzentration der Brustflossen cranialwärts hin. Entsprechend den fünf primären Muskelknospen, welche am Aufbau der Brustflosse von *Exocoetus* beteiligt sind, treten in die Anlage auch fünf Nerven ein. Diese Erscheinung, welche schon von andern Autoren beschrieben worden ist, habe ich nicht ausführlich studiert, da sie anscheinend keine besonderen Meinungsverschiedenheiten hervorruft.

Die Entwicklung der Skeletelemente der Brustflosse und des Schultergürtels von Exocoetus.

Um ein klares Bild von dem Entwicklungsprozeß der Skeletelemente der Brustflosse und des Schultergürtels von *Exocoetus* zu bekommen, muß man sich mit deren Bau beim ausgewachsenen Individuum vertraut machen. Das zu meinen Untersuchungen nötige Material bezog ich teils aus dem Zoologischen Kabinett der Universität St. Petersburg, teils aus dem Zoologischen Museum der k. Akademie der Wissenschaften; außerdem erhielt ich einige prachtvolle Exemplare von *Exocoetus* aus der zoologischen Station in Neapel.

Der Bau der Brustflosse sowie des Schultergürtels von *Exocoetus* ist schon seit längerer Zeit ziemlich eingehend in der Arbeit von Möbius (1878) beschrieben worden; allein, meine Untersuchungen über ihre Entwicklung gestatten mir einige Ergänzungen zu machen und die Bedeutung sowie den Ursprung einiger Strukturelemente aufzuklären. Bei einer Untersuchung der Skeletelemente des ausgewachsenen Individuums muß stets im Auge behalten werden, daß sie nur das Endresultat jenes langen phylogenetischen Weges darstellen, welcher von der betreffenden Form oder von einer ganzen Gruppe zurückgelegt worden ist; es kann uns nur die Ontogenese diesen Weg erschließen. Deswegen muß streng unterschieden werden zwischen dem primitiven primären Skelet, welches in der Ontogenese nur zum Ausdruck kommt, und dem sekundären definitiven Skelet.

In Fig. 15 und 16 ist das Skelet der rechten Brustflosse, sowie des Schultergürtels eines ausgewachsenen *Exocoetus* abgebildet.

Das Skelet des vorderen Gürtels, d. h. des Schultergürtels der Extremitäten, besteht aus der Scapula (*Sc*), dem Coracoid (*Co*), dem Cleithrum (*Cl*)[1], dem Supracleithrale (*Scl*) und dem Posttemporale (oder das höher gelegene Supracleithrale) (*ptt*). Die eigenartigen Wechselbeziehungen dieser Elemente werden bedingt durch die Masse der sich an sie anheftenden Muskeln, was wiederum mit einer ungeheuren Entwicklung der ganzen Flosse in Zusammenhang steht.

Scapula und Coracoid liegen in einer Ebene. Das Cleithrum ist wie aus zwei Teilen zusammengesetzt, welche nach vorn einen Winkel bilden; einem stärker entwickelten medialen Teile, welcher in einer

---

[1] Ich stimme provisorisch der Annahme Gegenbaurs zu, die Teleostier hätten keine echte Clavicula; dieselbe sei durch eine Neubildung — das Cleithrum — ersetzt.

Ebene mit der Scapula und dem Coracoid gelegen ist, und einem schwächer entwickelten lateralen. Vorn, in dorsaler Richtung, bildet das Cleithrum einen breiten abgerundeten Fortsatz (*clf*), welcher nach innen gebogen und hier mit einer Einsenkung zum Anheften der Muskeln versehen ist, hinten, ebenfalls in dorsaler Richtung, erstreckt sich ein zugespitzter Fortsatz (*clf*^{1}), welcher über der Scapula zu liegen kommt. Über der Scapularöffnung verläuft eine Bandrolle (*brl*), unter welcher die Sehnen zu den zwei ersten Strahlen hindurchlaufen, welche die Flosse heben und senken. Auf dem Coracoid tritt eine mächtig entwickelte Spina hervor (*crco*), welche zum Anheften von Muskeln bestimmt ist. Das Skelet der freien Brustflosse besteht bei *Exocoetus* aus vier definitiven Radialia und 15 Strahlen. Die Radialia haben auf ihrer unteren Fläche besondere gabelartige Fortsätze, mit denen zwei von ihnen an der Scapula und zwei am Coraroid befestigt sind, wie es schon früher Möbius beschrieben hat. Überhaupt sind alle Elemente des Schultergürtels, zum Teil auch der freien Flosse (die Radialia), miteinander fest verbunden, was dadurch bedingt ist, daß beim Fliegen eine feste Stütze nötig ist. Den originellen Bau der Strahlen, sowie andre Details im Bau des Skelets lasse ich unberücksichtigt, da sie in ihren Hauptzügen von Möbius richtig geschildert sind.

Um den Entwicklungsgang aller dieser definitiven Elemente zu verfolgen, müssen wir zu den Stadien zurückkehren, welche in Fig. 7, 8, 13 u. 14 abgebildet sind. Hier sehen wir, daß sich die somatopleurale Verdickung in ihrer Mitte zu einer prochondralen Skeletplatte differenziert hat (primäres Basale nach Mollier), welche die gemeinsame Anlage darstellt, wie des Schultergürtels so auch jenes Teiles der freien Brustflosse, welcher von den Radialia gebildet wird. Der Schultergürtel und die Radien entwickeln sich aus der primären Skeletplatte vollkommen selbständig und stellen nicht ausgewachsene Fortsätze derselben dar, wie es Mollier beim Stör beschreibt.

Der Entwicklungsprozeß der primären Skeletplatte schreitet fort von der Basis aufwärts und vom Centrum cranial- und caudalwärts. In diesem Gebiete biegen sich die Zellen der somatopleuralen Anlage, dehnen sich in der Querrichtung und liegen in der Masse der von ihnen gebildeten prochondralen Grundsubstanz, welche gleichsam ein Netz bildet. Von allen Seiten legen sich an diese primäre Skeletplatte Zellen des zukünftigen Perichondriums an, welche gleichfalls aus den indifferenten Zellen der somatopleuralen Anlage hervorgehen. Später verwandelt sich die prochondrale Grundsubstanz in die protochondrale

Grundsubstanz des echten Knorpels (das fällt bei *Exocoetus* in die Periode des Ausschlüpfens), und um die Knorpelzellen bilden sich Kapseln heraus. Die histologischen Veränderungen in der Skeletplatte verlaufen im allgemeinen so, wie es Schaffer prachtvoll für *Ammocoetes* geschildert hat.

Nachdem sich die Skeletplatte herausdifferenziert hat, wird der übrige Teil der somatopleuralen Verdickung in seiner Mitte von den Muskelknospen zur Spitze der Flosse hingedrängt; cranial sowie caudalwärts zieht er sich in Form einer kompakten Masse bis zu ihrer Basis hin (Fig. 11, 12, 13; *kdp*). Dieser Teil der indifferenten Zellen somatopleuralen Ursprunges liefert die Hornfäden, die Strahlen und das Bindegewebe. Die Bildung der Hornfäden habe ich nicht ausführlich erforscht, da dieser Prozeß anscheinend ganz richtig in der Arbeit Harrisons geschildert ist; jedenfalls zweifle ich nicht daran, daß die Hornfäden aus Zellen somatopleuralen Ursprunges entstehen.

Die Strahlen treten bei *Exocoetus* in einem etwas jüngeren Stadium auf, als jenem, welches in Fig. 23 abgebildet ist; dieses Stadium wird durch Fig. 17 veranschaulicht. Der Schnitt, dessen Richtung eine etwas schräg nach vorn verlaufende ist, hat den oberen Abschnitt der Skeletplatte getroffen. Diese letztere ragt hier zwischen zwei somatopleuralen Mesodermmassen vor. Über der Skeletplatte gehen diese Massen, durch Blutgefäße voneinander getrennt (*bg*), in den dünnen oberen Rand der Flosse über; caudalwärts erstrecken sie sich in Form einer Sichel (siehe Fig. 22 u. 23 *s*), welche vorn dicker ist und caudalwärts allmählich dünner wird.

Die Strahlen werden in einer Reihenfolge von vorn nach hinten angelegt. In Fig. 17 sind schon sechs Paar Antimeren zu sehen, welche sich inmitten besonderer vom somatopleuralen Mesoderm gebildeter Leisten (*mu*) entwickeln. Später nähern sich die Antimeren paarweise; jedes Paar liefert einen Strahl. Wenn wir zu dem eben Gesagten hinzufügen, daß Zellen somatopleuralen Ursprunges an der Bildung des Mesenchyms der Flosse beteiligt sind, so scheint mir die Rolle der ganzen somatopleuralen Verdickung erschöpft zu sein; sie besteht nämlich im Aufbau sämtlicher Skelet- und Bindegewebselemente.

Sehen wir nun zu, was aus der Skeletplatte wird. Um Einblick in ihr Schicksal und ihre Differenzierungen zu bekommen, mußte zur Methode spezieller Färbungen des Knorpel- und Knochengewebes, sowie zur plastischen Rekonstruktionsmethode gegriffen werden.

Zur Färbung in toto des chondralen Gewebes verwandte ich Methylgrün, Methylenblau und Safranin; des Knochengewebes Alizarin und Eosin. Auf frühen Entwicklungsstufen gibt besonders gute Resultate Methylgrün (eine Vorbehandlung in sehr schwach salzsäurehaltigem Alkohol), auf späteren Safranin. Von den Schnittfärbungen hat mir folgende Dreifärbung eine vorzügliche Differenzierung der Gewebe gegeben: das Objekt wird in toto mit Boraxkarmin gefärbt; die auf Objektgläsern fixierten Schnitte kommen auf einige Minuten in Indigkarmin, werden rasch in 70°igem Spiritus ausgewaschen und gelangen auf einige Minuten in Safranin; sodann wird das Präparat mit 90°igem Alkohol ausgewaschen, in absolutem entwässert und in Damarlack eingeschlossen. Der Färbungsgrad muß unterm Mikroskop kontrolliert werden.

Das erste Stadium, in welchem nur eine Färbung mit Methylgrün gelang, ist in Fig. 20 abgebildet. Die Skeletplatte befindet sich im prochondralen Stadium, und der Embryo ist noch in der Eihülle eingeschlossen. Die Hornfäden haben sich schon längst gebildet. Die Strahlen sind noch nicht zu sehen; sie treten in der Mesodermzone auf, welche in Form einer Sichel (*s*) den distalen Rand der Skeletplatte umgreift.

Die Skeletplatte zeigt schon eine Differenzierung in einen oberen, größeren, abgerundeten Abschnitt, welcher die Anlage der zukünftigen Radialia liefert und der freien Flosse angehört, und in einen unteren, schmäleren, mit zwei Fortsätzen versehenen Abschnitt, die Anlage des Schultergürtels (*pop*, *prp*).

Allein die gemeinsame Anlage der Skeletplatte ist zu dieser Zeit noch einheitlich, und die Grenze der zukünftigen Differenzierung erscheint nur in Form eines ziemlich undeutlichen Konturs, der dadurch zustande kommt, daß der untere Abschnitt der Skeletplatte, augenscheinlich infolge eines dichteren Gefüges seiner Elemente, dunkler gefärbt erscheint.

Ich lenke die Aufmerksamkeit besonders auf die zwei Fortsätze *pop* und *prp*, da ihr weiteres Schicksal höchst interessant ist; der längere Fortsatz *pop* ist nach hinten und etwas aufwärts gerichtet; der kürzere, *prp*, nach vorn, abwärts.

Auf der folgenden Entwicklungsstufe (Fig. 21) wächst die ganze Skeletplatte nach vorn, weshalb sie verhältnismäßig flacher wird. Obschon sich die Anlage des primären Schultergürtels noch nicht abgetrennt hat, tritt sie deutlich hervor, dank ihrer intensiven dunklen Färbung. Beachtung verdient das starke Wachstum des Fortsatzes *pop*, besonders im Vergleich zum Fortsatze *prp*, welcher sich nur sehr wenig vergrößert hat. Am vorderen Rande ist die Einsenkung *scf* aufgetreten, welche das erste Entwicklungsmoment der Scapularöffnung darstellt.

Auf der darauffolgenden Entwicklungsstufe (Fig. 22) erreicht der Fortsatz *pop* den höchsten Grad seiner Entwicklung und fällt, im Vergleich zum Fortsatz *prp*, durch seine ungeheure Größe auf; der letztere hat kaum angefangen zu wachsen. Von diesem Moment an beginnt der Fortsatz *pop* sich zu verkleinern, während der Fortsatz *prp* energisch zu wachsen beginnt. Interessant ist, daß diese Erscheinung mit der Umwandlungsperiode des Prochondriums in den Knorpel zusammenfällt; das vorliegende Stadium ist das letzte prochondrale Stadium: im nächstfolgenden Stadium haben wir es mit typischem Knorpelgewebe zu tun. Die scapulare Einbuchtung wird tiefer, infolge eines intensiven Wachstums des vorderen Abschnittes der Skeletplatte, und ihre Ränder werden zu Fortsätzen ausgezogen, welche später über der Einbuchtung aneinander wachsen, dieselbe in eine Öffnung verwandelnd. Das ist schon im nächstfolgenden Stadium zu sehen (Embryo von 5,5 mm Länge), welches sehr lehrreich ist (Fig. 23). In der Anlage des primären Schultergürtels gehen sehr wichtige Veränderungen vor, hauptsächlich was die oben beschriebenen Fortsätze anlangt (*pop* und *prp*). Während sich jetzt der Fortsatz *prp* stark vergrößert hat, bildet sich der Fortsatz *pop* zusehends zurück, und seine Größe, ist schon eine geringere als die des Fortsatzes *prp*. Diese Erscheinung welche in einer weniger ausgesprochenen Form auch schon bei andern Fischen beobachtet wurde, erklärt Ducret durch ein intensiveres Wachstum der Hauptmasse der Skeletplatte im Gebiete des Fortsatzes *pop*, so daß dieser Fortsatz von dieser Masse förmlich umwachsen wird. Die Serie meiner Präparate in toto scheint mir eher auf ein intensives Wachstum im vorderen Abschnitte der Anlage des primären Schultergürtels hinzuweisen, d. h. über dem Fortsatze *prp*; ich neige also dahin, im Schwinden des Fortsatzes *pop* einen regressiven Prozeß zu erblicken.

Im oberen Abschnitt der gemeinsamen Skeletplatte, welche stark in die Fläche gewachsen und niedriger geworden ist, fangen die Radialia an hervorzutreten; ihre Entwicklung verläuft von vorn nach hinten. Zu allererst differenziert sich dasjenige Radiale, welches ich mit 2 bezeichne, sodann das Radiale 3; vom Radiale 4 ist vorläufig nur der vordere Rand angedeutet (Fig. 23). Jetzt haben sich auch schon die Flossenstrahlen, sieben an der Zahl, gebildet.

Die in diesem Stadium aufgetretenen Erscheinungen erfahren eine weitere Entwicklung in den nächstfolgenden Stadien. In der freien

Flosse kommt Radiale 4 zur vollen Differenzierung (Fig. 24), sowie das größte Radiale 5. Im primären Schultergürtel ist der Fortsatz *pop* fast völlig rückgebildet, während der Fortsatz *prp* ungeheure Dimensionen erreicht hat; er wächst bis zur mittleren ventralen Linie vor und kommt fast in Berührung mit dem entsprechenden Fortsatz der andern Seite. Die Lagerung der Zellen in der knorpeligen Anlage des primären Schultergürtels verdient in diesem Stadium eine besondere Beachtung: sie markiert dasjenige Gebiet, in welchem die Trennung des vorderen höher gelegenen Abschnittes vom hinteren, niedriger gelegenen eintreten wird. Der vordere Abschnitt stellt den gewöhnlich als Scapula gedeuteten Teil dar, und der hintere das Coracoid des primären knorpeligen Schultergürtels. Der erste (Scapula) ist mit einer Öffnung zum Durchtritt des Nerven versehen, und der zweite (Coracoid) mit zwei Fortsätzen: einem hinteren, dorsalen, dem Postcoracoid, und einem vorderen, ventralen, dem Präcoracoid[1].

Schon ein flüchtiger Blick auf Fig. 24, welche den primitiven knorpeligen Schultergürtel und die Radialia eines jungen *Exocoetus* von 1 cm Länge darstellt, lenkt unsre Aufmerksamkeit auf eine verdichtete Stelle der Scapula (1), welche über der Scapularöffnung vorragt und in einer Reihe mit den oben erwähnten vier Radialia liegt. Unterhalb dieser Verdichtung beginnt der Verknöcherungsprozeß fast gleichzeitig mit der Verknöcherung der Radialia. In dieser Bildung erblicke ich das erste Radiale, welches sekundär mit der Scapula verschmolz. Einen Beweis dafür, abgesehen vom allgemeinen Entwicklungscharakter, erblicke ich in der Beziehung der vorderen Strahlen zu den Radialia. Gewöhnlich sitzt der erste Strahl, der sogenannte Randstrahl, auf dem ersten Radiale, welches GEGENBAUR als 5 bezeichnet (ich bezeichne die Radialia von vorn angefangen caudalwärts, nach der Reihenfolge ihrer Entwicklung). Wenn die oben angeführte Vorragung der Scapula nicht dem vordersten, dem Radiale 1, entspräche, so hätten wenigstens drei der vordersten Strahlen keine Stütze. In Fig. 25 ist dieses erste Radiale noch deutlicher ausgesprochen, und in Fig. 26 sind auch die intimeren Beziehungen der vorderen Strahlen zu diesem rudimentären Radiale veranschaulicht, was, meiner Meinung nach, die von mir ausgesprochene Anschauung vollkommen bekräftigt. Diese Erklärung findet ihre Stütze darin, daß einigen Teleostei, z. B. *Salmo* und *Barbus*, nach GEGENBAUR auch im definitiven Zustande fünf Radialia eigen sind. Deswegen glaube ich, daß die Vorfahren von

---

[1] Diese Benennungen der beiden Fortsätze gebrauche ich provisorisch, da sie in den neuesten Arbeiten (SWINNERTON u. a.) Verwendung finden.

Exocoetus gleichfalls fünf Radialia besaßen, was sich in der Ontogenese dieser Form zu erkennen gibt. Gegenwärtig ist das erste Radiale bei *Exocoetus* schon von Anfang an mit der Scapula verschmolzen, und es entwickelt sich mit ihr in einer gemeinsamen Anlage; es bleibt rudimentär und tritt etwas später als die übrigen Radialia auf. Beim ausgewachsenen *Exocoetus* hat es, anscheinend, die Form eines mit einer Gelenkfläche versehenen Höckers, auf welchem der erste Strahl sitzt. Cranialwärts von diesem rudimentären Radiale finde ich in Fig. 24 noch einen kleinen, dunklen Abschnitt der Scapula; sein weiteres Schicksal bleibt unaufgeklärt.

Was das allgemeine Wachstum der paarigen Flossen anlangt, so ist dasselbe ein besonders energisches in der Periode, wo die Länge der jungen Fischchen 1—3 cm beträgt.

Länge des Fischchens	Länge der Brustflossen	Länge der Bauchflossen
1,5 cm	5 mm	4 mm
2 cm	9 mm	8 mm
2,2 cm	10 mm	9 mm
3,3 cm	14 mm	12 mm

Auf der ältesten Entwicklungstufe (Fig. 25), über die ich verfügte (die Länge des Fischchens betrug 3,3 cm), ist alles oben Auseinandergesetzte noch deutlicher ausgesprochen. Der Präcoracoidfortsatz trifft in der ventral-medianen Linie mit dem gleichnamigen Fortsatze der entgegengesetzten Seite zusammen; der Postcoracoidfortsatz stellt nur einen kleinen Höcker dar. Die Grenze zwischen Coracoid und Scapula ist deutlich ausgesprochen. In den Radialia, von welchen das fünfte besonders stark entwickelt ist, geht ein intensiver Prozeß der perichondralen Verknöcherung vor sich, der in der Mittelzone besonders auffallend ist; dieser Prozeß führt hier schon jetzt zu einem fast vollständigen Schwunde des Knorpels. Dessen ungeachtet wächst das Knorpelgewebe der Radialiaenden, besonders der dorsalen, ein wenig seitwärts in der Richtung zu den benachbarten Radialia, d. h. zwischen den Enden der fünften, vierten und dritten Radialia kommt eine Verbindung in Form kleiner Brückchen zustande. Unter dem ersten rudimentären Radiale gewahrt man ebenfalls einen intensiven perichondralen Verknöcherungsprozeß, welcher sich über die ganze Fläche der Scapula und des Coracoid verbreitet. Überhaupt muß konstatiert werden, daß sich der perichondrale Verknöcherungsprozeß in der Scapula, welcher im oberen Gebiete der scapularen Öffnung beginnt, sich, von den Radialia ausgehend, längs der Scapula abwärts ausbreitet. So verläuft der Entwicklungsprozeß der Skeletelemente der freien Extremität und des primären knorpeligen Schultergürtels bei *Exocoetus*, dessen Brustflossen ein besonders günstiges Objekt abgeben zur Lösung dieser Frage. Eine gewisse technische Schwierigkeit bietet nur der Umstand, daß man in einigen Fällen gezwungen ist, die Skeletteile von den das Bild überdeckenden mächtigen Muskelschichten mit Hilfe von Präpariernadeln zu befreien.

Es erübrigt nur noch die Umwandlung des primären knorpeligen Schultergürtels in den sekundären, definitiven, zu schildern, was mit weiteren Verknöcherungsprozessen im primären Schultergürtel und mit dem Auftreten eines neuen komplizierten knöchernen Elementes, des Cleithrum, verbunden ist.

Noch vor dem Ausschlüpfen, in einem Stadium, wo sich in den Brustflossen die Muskelfibrillen kaum zu differenzieren begonnen haben, entsteht vollkommen selbständig im Mesoderm das Cleithrum. Seine allererste Anlage liegt in Form einer dünnen Platte an der Basis der Brustflosse und grenzt an den vorderen Rand der noch prochondralen Scapula (Fig. 18). Es entsteht auf Kosten der Osteoblasten, welche im Mesoderm zerstreut sind und dasselbe mit einer dichten Schicht umgeben. Indem es abwärts und zum Teil aufwärts wächst, umgreift die Cleithrumanlage allmählich den vorderen Rand der Scapula (Fig. 25). Längs dem vorderen Rande der Ebene des primären Schultergürtels bildet das Cleithrum eine laterale Falte, welche abwärts nach hinten wächst (Fig. 15 u. 16).

Auf einem schräg-sagittalen Schnitte (Fig. 19 u. d. Photogr. Fig. 29) sind die gegenseitigen Beziehungen der cleithralen Anlage und der Scapula zu sehen. Mit seinem inneren hinteren Anschnitt liegt das Cleithrum der Scapula dicht auf; auf- und abwärts gibt sie faltenartige Fortsätze ab, von denen der untere weit nach vorn auswächst und, die ventral-mediane Linie erreichend, mit dem Cleithrum der entgegengesetzten Seite zusammentrifft, sowie mit den an derselben Stelle, etwas weiter nach hinten, zusammentreffenden Präcoracoidfortsätzen des primären Schultergürtels.

Über dem oberen Abschnitt des Cleithrum, von demselben vollkommen unabhängig[1], bilden sich auf Kosten der im Mesoderm zerstreuten Osteoblasten noch zwei Knochenplatten; die untere supracleithrale, die obere posttemporale (oder das zweite Supracleithrale). Späterhin vereinigt sich die erstere von ihnen gelenkartig mit dem oberen äußeren Rande des Cleithrum (bei 2,5 cm langen Fischchen), während die zweite der primären knorpeligen Gehörkapsel anliegt. Im definitiven Zustande bilden diese zwei Knöchelchen eine, wenn auch schwache Verbindung des ganzen Schultergürtels mit dem Cranium. Es sind also Cleithrum, Supracleithrale und Posttemporale typische Deckknochen, welche erst sekundär in den Bestand des Schultergürtels treten. Es sind bei *Exocoetus* keine Spuren der nach GEGENBAUR bei den Teleostei verschwundenen Clavicula zu finden.

---

[1] Haller sucht zu beweisen, daß sich bei *Salmo* anfänglich zwei Platten bilden (2 Supracleithralia), eine laterale und eine mediane; die laterale wird zum Posttemporale Parkers, und von der medianen trennt sich nach unten das stark auswachsende Cleithrum ab.

Während dieses Entwicklungsprozesses der Deckknochen vollzieht sich der Ersatz der knorpeligen Radialia und des primären Schultergürtels durch Knochengewebe. An den Radialia beginnt der Verknöcherungsprozeß in der Mittelzone derselben, in der Reihenfolge ihres ontogenetischen Auftretens, d. h. er beginnt im Radiale 2 und schreitet fort bis zum Radiale 5 (Fig. 24 u. 25). In sagittalen und Querschnitten erhält man solche Bilder des Verknöcherungsprozesses, welche es möglich machen, denselben für einen endochondralen zu halten (siehe Photogr. Fig. 30). Allein, eine genaue Durchsicht der Serien und die verfertigten Modelle haben bewiesen, daß wir es hier ausschließlich mit einer perichondralen Verknöcherung zu tun haben. Die beim ersten Anblick ins Auge fallenden Bilder einer endochondralen Verknöcherung sind durch eine eigenartige Konfiguration der Radialia bedingt, welche an einen bilateralen Pilz erinnert. Im Gebiete des Stengels, d. h. in der Mittelzone, beginnt nun die Ablagerung von Knochengewebe auf Kosten der hier sich anhäufenden Osteoblasten. Die perichondrale Verknöcherung erstreckt sich später auch auf die Endteile der Radialia. Zuguterletzt werden die knorpeligen Radialia gänzlich durch knöcherne ersetzt, welche auf dem Schultergürtel fest sitzen. In der ersten Entwicklungsperiode der Radialia sind sie derart gelagert, daß das zweite, dritte und vierte dem scapularen Knorpel entsprechen, und das fünfte der Naht zwischen dem Scapular- und Coracoidknorpel. Jedoch im definitiven Zustande sitzen die Radialia 2 und 3 auf der knöchernen Scapula und die Radialia 4 und 5 auf dem Coracoid. Es kommt also eine gewisse Verlagerung der Radialia caudalwärts zustande. Schon bei 1,5 cm langen Fischchen gehen energische Verknöcherungsprozesse auch auf der ganzen Fläche der Scapula und des Coracoid, besonders im Bereich der scapularen Öffnung, vor sich. Unter dem ersten rudimentären Radiale beginnend, greift der Verknöcherungsprozeß, wie ich schon oben sagte, abwärts auf die Scapula über. Die knöcherne Scapula des ausgewachsenen Individuums unterscheidet sich wenig von der primären knorpeligen eines 3,3 cm langen *Exocoetus* (vgl. Fig. 25 u. 15).

Im Gebiete des Coracoid finden wir eingreifende Veränderungen. Der anfangs, wie ich schon erwähnte, so stark entwickelte Postcoracoidfortsatz wurde allmählich rückgebildet; der Präcoracoidfortsatz, der eine ungeheure Größe erreicht hat, reicht bis zur median-ventralen Linie und gelangt in Berührung mit dem gleichnamigen Fortsatze der entgegengesetzten Seite. Im Gebiete des ganzen Coracoid und besonders seines Präcoracoidfortsatzes geht ein ungemein energischer perichondraler Verknöcherungsprozeß vor sich (Fig. 19). Im Bereiche seiner ganzen Länge, und besonders im unteren Gebiete, wurde der Präcoracoidfortsatz zum Ausgangspunkt der Knochenbildung, wobei dieser Prozeß in der Richtung nach vorn, nach hinten und ventralwärts energisch vor sich geht. Es ist möglich, daß der perichondrale Verknöcherungsprozeß durch den bindegewebigen verstärkt wird, um die ganze Masse der Knochensubstanz des definitiven Coracoid zu liefern, d. h. die im Bindegewebe zerstreuten Osteoblasten schichten neues Knochengewebe auf das vom Perichondrium stammende auf. Das vom vorderen Rande des Präcoracoidfortsatzes stammende Knochengewebe stößt auf das nach hinten auswachsende Knochengewebe des Cleithrum; zwischen ihnen bleibt eine spindelförmige Öffnung (Fig. 25), welche durch eine dünne Platte verdeckt ist (Fig. 16).

Der Knorpel des Präcoracoidfortsatzes beginnt von oben nach unten zu zerfallen, d. h. von der Stelle, wo der ganze Fortsatz vom eigentlichen Coracoid abgeht. Allein, eine Spur des knorpeligen Präcoracoidfortsatzes ist deutlich am definitiven knöchernen Coracoid zu erkennen (Fig. 15 u. 16); mir gelang es, das an einem 10 cm langen *Exocoetus* durch Safraninfärbung zu beweisen.

Als Endresultat sind der ganze Schultergürtel und die Radialia verknöchert, wobei die Hauptmasse dieses sekundären Schultergürtels aus dem Cleithrum und dem Knochen besteht, welcher sich im Gebiete des Präcoracoidfortsatzes entwickelt.

Meine Untersuchungen über die Entwicklung der Skeletelemente der Brustflossen und des Schultergürtels bei *Exocoetus* führen zu folgenden Schlüssen:

1) Sämtliche Skeletelemente der freien Flosse und des Schultergürtels, sowie das Bindegewebe entstehen bei *Exocoetus* aus den Zellen der somatopleuralen Verdickung, der sogenannten Pectoralplatte.

2) Zuerst differenziert sich die primäre prochondrale Skeletplatte, welche die gemeinsame Anlage für die Radialia und den primären Schultergürtel darstellt, der aus der sogenannten Scapula und dem Coracoid besteht.

3) Der Schultergürtel, sowie die Radialia differenzieren sich aus der primären Skeletplatte, voneinander ganz unabhängig, heraus, d. h. die Radialia sind keine Fortsätze der Skeletplatte.

4) Nachdem sich die Skeletplatte gebildet hat, lagern sich kompakte Derivate der somatopleuralen Verdickung hutartig der Spitze der Brustflossenanlage an, sich vorn und hinten ventralwärts senkend. Auf Kosten der Zellen dieser kompakten Derivate werden die Hornfäden, die Strahlen und das Bindegewebe gebildet.

5) Die Entwicklung der Strahlen schreitet von vorn caudalwärts fort, inmitten besonderer walzenartiger Verdichtungen des Mesoderms, welches in Form einer Sichel dem distalen abgerundeten Rande der primären Skeletplatte anliegt.

6) Kurze Zeit nach dem Ausschlüpfen des Embryos beginnen sich im distalen Abschnitt der Skeletplatte die Radialia zu differenzieren, und im proximalen die Scapula, sowie das Coracoid.

7) Die Entwicklung der Radialia verläuft von vorn caudalwärts. Außer den vier definitiven Radialia wird ontogenetisch auch ein fünftes angelegt, welches vor dem ersten definitiven Radiale gelegen ist und sich in einer gemeinsamen Knorpelmasse mit der Scapula entwickelt. Diese rudimentäre Bildung stellt das erste Radiale dar, welches sekundär mit der Scapula verwächst. Es hatten also die Vorfahren des *Exocoetus* fünf Radialia.

8) Die Scapularöffnung entsteht als eine Einbuchtung, über welcher später ihre äußeren Ränder miteinander verwachsen.

9) Aus dem hinteren, coracoidalen Abschnitte der Skeletplatte wachsen zwei Fortsätze hervor. Von diesen Fortsätzen wächst anfangs derjenige sehr rasch aus, welcher caudalwärts und ein wenig dorsalwärts gerichtet ist, das sogenannte Postcoracoid. Seine größte Entfaltung im Stadium der prochondralen Platte erreichend, noch vor dem Ausschlüpfen, beginnt dieser Fortsatz sich rückzubilden. Seine Regressionsperiode fällt zusammen mit der Umwandlungsperiode des prochondralen Gewebes ins chondrale zur Zeit des Ausschlüpfens des Embryos. Zur selben Zeit fängt der vordere ventrale Fortsatz, das sogenannte Präcoracoid, stark zu wachsen an.

10) Das Postcoracoid regressiert ganz, während das Präcoracoid

bis zur ventralen Mittellinie hin vorwächst und mit dem entsprechenden Fortsatze der entgegengesetzten Seite in Berührung kommt.

11) Der perichondrale Verknöcherungsprozeß beginnt zuerst in der Mittelzone aller fünf Radialia. Das Radiale I ist in seiner definitiven Form als knöcherner Höcker der Scapula zu erkennen, welcher mit einer Gelenkfläche für den ersten Strahl versehen ist. Es ist eine Verschiebung der Radialia caudalwärts zu konstatieren.

12) Die perichondrale Verknöcherung der Scapula beginnt im Verwachsungsgebiet mit dem Radiale I und im Bereiche der Scapularöffnung, von wo aus sie abwärts fortschreitet.

13) Die Verknöcherung des Coracoid vollzieht sich auch dorsoventralwärts. Das Präcoracoid wird zum Herd eines intensiven Verknöcherungsprozesses, besonders in seinem unteren Abschnitte.

14) Der Entwicklungsweg des Präcoracoidfortsatzes ist auch im definitiven Skelet in Form eines dichteren knöchernen Stranges angedeutet.

15) Ganz unabhängig vom primären Skelet, noch vor dem Ausschlüpfen, wird im Bindegewebe das Cleithrum angelegt, welches sich zu einem mächtigen Deckknochen entwickelt, der dem vorderen Rand der Scapula aufliegt.

16) Ganz unabhängig vom Cleithrum entwickeln sich, ebenfalls im Bindegewebe, zwei Knochenplatten, welche das Supracleithrum und das Posttemporale darstellen, die den Schultergürtel (eigentlich das Cleithrum) mit dem Schädel (Os squamosum) verbinden.

Aus dem Geschilderten ist ersichtlich, was für eingreifende Veränderungen die Skeletanlage der Brustflosse und ihres Gürtels bei *Exocoetus* auf seiner weiten phylogenetischen Entwicklungsbahn erfahren hat; die Ontogenese gibt uns zweifellose Beweise dafür. So ist z. B. von den Skeletelementen der freien Extremität das Radiale I von Anfang an mit der Scapula verwachsen, und im definitiven Zustande finden wir nur vier Radialia, wobei auch sie der Scapula und dem Coracoid fest ansitzen. Das Auftreten eines mächtigen Postcoracoidfortsatzes, welcher einer raschen regressiven Metamorphose anheimfällt, scheint mir darauf hinzudeuten, daß derselbe bei den Vorfahren der Teleostei eine wichtige funktionelle Bedeutung haben mußte. Endlich beweist der vollkommene Ersatz des primären knorpeligen Skelettes durch das sekundäre knöcherne ebenfalls die Größe dieser Veränderungen.

Alle diese Erscheinungen sind nicht ausschließlich *Exocoetus* eigen, sondern kommen bei allen bisher untersuchten Teleostei in größerem oder geringerem Umfange zur Beobachtung, besonders was den Ersatz des primären knorpeligen Skelettes durch das sekundäre knöcherne, sowie das Auftreten und das Schwinden des sogenannten Postcoracoidfortsatzes betrifft; das hat bei *Esox* SWIRSKY beobachtet (er nannte ihn Coracoidfortsatz), bei *Salmo* DUCRET (sein Proc. ensiformis), bei *Salmo* und *Gasterosteus* SWINNERTON (sein Postcoracoid).

So treten also, was die Brustflossen anlangt, verschiedene Erscheinungen auf, welche von einer primitiveren Natur der Teleostei zeugen, und welche uns zwingen, ihre Vorfahren unter den tiefer stehenden Fischen zu suchen. Ungeachtet aller Versuche in dieser Richtung bleibt diese Frage auch bis heute noch völlig dunkel. Sind die Radialia der Teleostei homolog den Radialia der Ganoiden und Selachier, und, wenn sie es sind, so fragt es sich, wo sind die bei den Selachii so mächtig entwickelten Meta-, Meso- und Propterygia geblieben? Wenn die Ganoiden wirklich die Vorfahren der Teleostei vorstellen, so müßte sich doch diese Verwandtschaftsbeziehung in der Ontogenese auch in bezug auf solche widerstandsfähige Elemente der paarigen Extremitäten fossiler Fische kundgeben, wie es das Metapterygium ist.

Deswegen muß auf den Versuch HALLERS und SWINNERTONS hingewiesen werden, diese Elemente in der ontogenetischen Entwicklung der Teleostei aufzufinden. Besonders beachtenswert ist die Ansicht HALLERS, welcher in dem für gewöhnlich als Scapula gedeuteten Knochen das Metapterygium erblickt. Obschon ich seiner Beweisführung nicht vollkommen beistimmen kann, glaube ich doch, daß auch die Ontogenie des *Exocoetus* einige Hinweise auf die Richtigkeit dieser Ansicht enthält. Besonders interessant in dieser Hinsicht ist Fig. 24. Die Verteilung der Zellen des primären knorpeligen Schultergürtels scheint mir hier darauf hinzuweisen, daß die sogenannte Scapula in Wirklichkeit ein nur sekundär an das sogenannte Coracoid angewachsenes Element darstellt. Die breite Naht zwischen Scapula und Coracoid stellt diese Verwachsungslinie vor.

Wie es aus den Wechselbeziehungen der einzelnen Elemente in dieser Figur zu sehen ist, sitzen drei von den Radialia auf der sogenannten Scapula, die beiden hinteren entsprechen der Verbindungsnaht zwischen Scapula und Coracoid; später werden zwei von ihnen (IV u. V) auf das sogenannte Coracoid verschoben. Wenn wir nun diese Beziehungen mit denen bei den Selachiern und Ganoiden vergleichen, so taucht unwillkürlich der Gedanke auf, ob nicht dieses Stück Knorpel, welches gewöhnlich für die Scapula gehalten wird, in Wirklichkeit das Metapterygium ist. In diesem Falle wäre auch die Bedeutung der ganz merkwürdigen Erscheinung des regressiven Schwundes des mächtigen, von uns provisorisch als Postcoracoid bezeichneten Fortsatzes klargelegt. Wenn wir nämlich in Fig. 22, 23 und 24 eine Linie ziehen, dort, wo sich die Naht zwischen der sogenannten Scapula und dem Coracoid bildet, so erhalten wir im Coracoid mit seinen Post- und Präcoracoidfortsätzen einen langen, knorpeligen Bogen, welcher sehr an den primitiven Schultergürtel der Selachier erinnert. In diesem Falle könnten wir annehmen, daß bei den Teleostei der obere dorsale Abschnitt des knorpeligen Schulterbogens der Selachier regressiert, während das Metapterygium in einer gemeinsamen Knorpelplatte, zusammen mit den Radialia und dem seitlichen Schultergürtel, angelegt wird, und sich erst später in dasjenige Gebilde differenziert, welches Scapula genannt wird.

Ich muß noch darauf hinweisen, daß dieselbe Naht im Knorpel, welche in Fig. 24 sich um die Scapula biegt, im vordersten Abschnitt der gemeinsamen Knorpelplatte noch eine kleine, oben dickere Stelle markiert, welche vielleicht in gewisser Beziehung steht zu den andern verschwundenen Skeletelementen, z. B. dem Mesopterygium.

Nach denselben, bei den ausgewachsenen Teleostei verschwundenen Skeletelementen suchend, hält Swinnerton den anfangs so mächtig sich entwickelnden und sodann regressierenden Postcoracoidfortsatz für das Metapterygium. Allein die Beziehungen dieses Fortsatzes zu den andern Elementen des primären knorpeligen Skelettes, besonders das Fehlen einer direkten Verbindung mit den Radialia, sprechen, wie mir scheint, dafür, daß diese Meinung eine irrige ist.

Meine Untersuchungen über die Entwicklung der Flossen der Teleostei fortsetzend, gedenke ich in der allernächsten Zeit auf diese Frage zurückzukommen; aus diesem Grund unterlasse ich einstweilen auch eine eingehendere Besprechung der Literatur, die Entwicklung der Skeletelemente der Teleostei betreffend.

Zum Schlusse halte ich es für angezeigt, zu bemerken, daß sich in der Entwicklung von *Exocoetus* der metamere Ursprung der Brustflossen der Teleostei mit genügender Schärfe zu erkennen gibt. Den fünf Muskelknospen der Urwirbel, welche in die Brustflossenanlage eintreten, entsprechen fünf Radialia und fünf Nerven. Die Entwicklung der Nerven habe ich nicht speziell untersucht, da ihr Eintritt in die Brustflossenanlage von andern Forschern genugsam erforscht ist.

St. Petersburg, im April 1908.

Literaturverzeichnis.

1. A. Agassiz, On the young stages of some osseous Fishes. Part III. Proc. of the amer. Acad. of Arts and Sciences Vol. XVII. 1882.
2. F. M. Balfour, Monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
3. — On the development of the sceleton of the paired Fins of Elasmobranchii. Proc. of the Zool. Soc. of London 1881.
4. E. R. Boyer, The mesoderm in Teleosts: especially its share in the Formation of the pectoral Fin. Bull. of the Museum of Comp. Zoolog. Harv. Univ. Vol. XXIII, Nr. 2. 1892.
5. H. Braus, Die Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskelettes. In O. Hertwigs Handbuch d. vergl. u. experim. Entwicklung d. Wirbeltiere. Bd. III. 1906.
6. H. Corning, Über die ventralen Urwirbelknospen in der Brustflosse der Teleostier. Morph. Jahrb. Bd. XXII. 1895.
7. A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers VI. Die paarigen und unpaarigen Flossen der Selachier. Mitteil. aus d. Zoolog. Stat. zu Neapel. Bd. V. 1884.
8. E. Ducret, Contribution à l'étude du développement des membres pairs et impairs des Poissons Téléostéens. Lausanne 1894.
9. C. Emery und L. Simoni, Recherches sur la ceinture scapulaire des cyprinoides. Arch. ital. de biol. T. VII. 1886.
10. C. Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie d. Wirbeltiere. Heft II. 1. Schultergürtel der Wirbeltiere, 2. Brustflosse der Fische. Leipzig 1865.
11. — Clavicula und Cleithrum. Morph. Jahrb. Bd. XXIII. 1895.
12. F. Guitel, Recherches sur le développement des nageoires paires du Cyclopterus lumpus L. Arch. d. zool. expérim. Sér. 3. T. IV. 1896.
13. B. Haller, Über den Schultergürtel der Teleostier. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. LXVII, H. 2.
14. R. Harrison, Über d. Entwickl. d. nicht knorpel. vorgebild. Skeletteile in den Flossen der Teleostier. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLII. 1893.
15. — Die Entwicklung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XLVI. 1895.
16. Kingsley et Conn, Some observations on the Embryology of the Teleosts. Memoirs of the Boston Society of Natural History Vol. III. 1883.
17. F. Maurer, Die Entwicklung des Muskelsystems und der elektrischen Organe. Aus O. Hertwigs Handbuch d. vergl. u. exper. Entwickl. d. Wirbeltiere. Bd. III. 1906.
18. McIntosh et Prince, On the Development and Life-Histories of the Teleostean Food and other Fishes. Trans. Roy. Soc. Edinburgh Vol. XXXV.
19. S. Mollier, Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. I. Ichthyopterygium. Anat. Hefte von Merkel u. Bonnet. Bd. III. H. 8. 1893.

20. S. Mollier, II. Das Cheiropterygium. Anat. Hefte von Merkel u. Bonnet. H. 16. 1895.
21. — Über die Entwicklung der paarigen Flossen des Störs. Anat. Hefte von Merkel u. Bonnet. 1897.
22. Oellacher, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Bachforelle. Bericht d. naturw. med. Vereinig. Innsbruck IX. Jahrg. 1878.
23. W. Parker, Monograph on Shoulder Girdle and Sternum. 1868.
24. E. Prince, Points on the Development of the pectoral Fin and Girdle in Teleosteans. Rep. of the British Association for the Advancement of Science. 1886.
25. C. Rabl, Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. Bd. XV. 1889.
26. — Fortsetzung. Morph. Jahrb. Bd. XIX. 1899.
27. — Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Diese Zeitschrift. Bd. LXX. 3. 1901.
28. C. Regan, The Phylogeny of the Teleostomi. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7. Vol. XIII. 1904.
29. J. Ryder, A Contribution to the Embryography of Osseous Fishes with special Reference to the Development of the Cod (Gadus morrhua). Ann. Rep. U. S. Com. of Fish and Fisheries. 1882.
30. — On the Origin of Heterocercy and the Evolution of the Fins and Finrays of Fishes for 1884—1886. Ann. Rep. U. S. Com. of Fish and Fisheries.
31. W. Salensky, Entwicklungsgeschichte des Ichthyopterygium der Ganoiden und Dipnoer. Jahrbuch des Zoolog. Mus. d. K. Akademie d. Wissenschaften. T. III. 1898. [Russisch.]
32. J. Schaffer, Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. I. Teil. Diese Zeitschr. LXX. 1901.
33. R. Semon, Die Entwicklung der paarigen Flossen der Ceratodus Forsteri. Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. Lief. 14. Jena 1898.
34. H. Swinnerton, A Contribution to the Morphology and Development of the Pectoral Skeleton of Teleosteans. Quart. Journ. of Mikrokosp. Science Vol. XLIX. New Series. 1906.
35. G. Swirsky, Untersuchungen über die Entwicklung des Schultergürtels und des Skelets der Brustflosse des Hechts. Inaug.-Dissertation 1880.
36. R. Wiedersheim, Das Gliedmaßenskelet der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892.
37. H. Ziegler, Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXII. 1887.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnung:

abf, Anlage der Brustflossen;
ao, Aorta;
bg, Blutgefäß;
ch, Chorda dorsalis

cl,	Cleithrum;
clf,	Cleithrumfortsatz;
clf^1,	Cleithrumfortsatz;
co,	Coracoid;
d,	Darm;
e,	Ectoderm;
ef,	Ectodermfalte;
ev,	Ectodermverdickung;
fst,	Flossenstrahl;
ghb,	Gehörbläschen;
he,	hinteres Ende;
hs,	Hornschicht des Ectoderms;
kdp,	die kompakten Derivate d. Pectoralplatte;
m,	Muskeln;
mes,	Mesenchym;
mkn,	Muskelknospe;
mkns,	sekundäre Muskelknospen;
mpl,	Muskelplatte;
nv,	Nerv. vagus;
pchz,	Perichondriumzellen;
pop,	Postcoracoidfortsatz;
ppl,	Pectoralplatte;
prb,	primäre Skeletplatte;
prp,	Präcoracoidfortsatz;
ptt,	Posttemporale;
r,	Radiale;
rm,	Rückenmark;
s,	Sichel des Mesoderms, in welchem die Basalteile der Flossenstrahlen sich entwickeln;
sc,	Scapula;
scf,	Scapularöffnung;
scl,	Supracleithrale;
sk,	Sclerotom;
sl,	Seitenlinie;
so,	Somatopleura;
sp,	Splanchnopleura;
str,	Strahlen;
uw,	Urwirbel;
v,	Vornierengang;
ve,	vorderes Ende;
vk,	Vornierenkammer.

Tafel XXIII.

Fig. 1. Querschnitt durch den Embryo von *Exocoetus* mit 23 Urw. an der Grenze des dritten (urw^3) und vierten (urw^4) Urw. Vergr. 330.

Fig. 2. Querschnitt durch den Embryo von *Exocoetus* mit 33 Urw. in der Gegend der Anlage der Bauchflossen. *vs,* Venenstrang; *gz,* Genitalzelle. Vergr. 330.

Fig. 3. Horizontalschnitt durch den Embryo von *Exocoetus* mit 28—30 Urw. Vergr. 330.

Fig. 4. Querschnitt durch den Embryo von *Exocoetus* mit 33 Urw. in der Gegend des vierten (urw^4) Urw. Vergr. 250.

Fig. 5. Querschnitt durch den Embryo von *Exocoetus* mit 36—38 Urw. Vergr. 330.

Fig. 6. Querschnitt durch den Embryo von *Exocoetus* mit 42 Urw. Vergr. 330.

Fig. 7. Querschnitt durch den Embryo von *Exocoetus* mit 50—55 Urw. Vergr. 300. Die Muskelknospen sind ein wenig schematisiert.

Fig. 8. Horizontalschnitt durch den Embryo von *Exocoetus* in einem etwas älteren Stadium, als voriges. Vergr. 330.

Tafel XXIV.

Fig. 9. Querschnitt durch den Embryo von *Exocoetus*; die Brustflosse ist etwas schräg-horizontal geschnitten, infolge der allgemeinen Verschiebung der Flosse in der Richtung ihrer Befestigung vorwärts und aufwärts. Vergr. 250.

Fig. 10. Die Gesamtansicht der Brustflossenanlage und der Muskelknospen beim Embryo von *Exocoetus* mit 38 Urw. auf dem Präparat in toto. Vergr. 100.

Fig. 11. Schräger Querschnitt durch die Brustflosse von *Exocoetus*. *ve*, vorderes Ende; *he*, hinteres Ende. Vergr. 250.

Fig. 12. Schräger Querschnitt durch die Brustflosse von *Exocoetus* in einem etwas älteren Stadium. *ve* und *he*, wie im vorigen. Vergr. 250.

Fig. 13. Vertikalschnitt durch die rechte Brustflosse von *Exocoetus* im Stadium der Verschmelzung der Muskelknospen zur Muskelplatte. Vergr. 250.

Fig. 14. Vertikalschnitt durch die linke Brustflosse von *Exocoetus* im Stadium der ersten Differenzierung der Muskelfibrillen (*mf*) in der Muskelplatte der Brustflossen. Vergr. 200.

Fig. 15. Brustflosse und Schultergürtel eines ausgewachsenen *Exocoetus* von außen gesehen. *brl*, Bandrolle, unter welcher die Sehne des Vor- und Abwärtsziehers der zwei ersten Flossenstrahlen herabläuft; *crco*, Coracoidkamm.

Fig. 16. Dieselben (ohne Strahlen) von innen gesehen.

Fig. 17. Schräger Querschnitt durch den oberen Teil der Brustflosse von *Exocoetus* im Stadium der Bildung der Flossenstrahlen. Es sind die Mesodermwülste (*mw*) zu sehen, in welchen die Strahlen entstehen. *mads*, Musculus adductor superficialis; *madp*, M. adductor profundus. Vergr. 200.

Fig. 18. Querschnitt durch den Embryo von *Exocoetus*. Das erste Auftreten der Anlage des Cleithrums (*cl*). Vergr. 250.

Fig. 19. Sagittalschnitt durch einen jungen *Exocoetus* von 2,5 cm Länge in der Gegend des Schultergürtels. Hellgrün bezeichnet die Knorpel; gelb das Knochengewebe; *br*, Kiemen; *pac*, primäre knorpelige Gehörkapsel.

Tafel XXV.

Eine Serie von Skeletanlagen der rechten Brustflosse und des Schultergürtels auf den Präparaten in toto von außen gesehen.

Fig. 20. Bildung des Postcoracoidfortsatzes. Vergr. 150. Der untere dunklere Teil der primären Skeletplatte stellt die Anlage des zukünftigen Schultergürtels dar.

Fig. 21. Weiterer Wuchs des Postcoracoidfortsatzes und Anfang der Bildung der Scapularöffnung. Vergr. 150.

Fig. 22. Höchste Stufe der Entwicklung des Postcoracoidfortsatzes; Beginn des Auswachsens des Präcoracoidfortsatzes. Vergr. 100.

Fig. 23. Rückbildung des Postcoracoidfortsatzes und weiteres Auswachsen des Präcoracoidfortsatzes. Formierung der Scapularöffnung. Beginn der Differenzierung der Radien. Vergr. 100. Embryo von *Exocoetus* 5 mm lang.

Fig. 24. Schultergürtel und Radien eines jungen *Exocoetus* von 1 cm Länge. Vergr. 80. Bemerkenswert ist das an die Scapula angewachsene erste Radiale und die Rückbildung des Postcoracoidfortsatzes. *nl*, die breite Naht zwischen Scapula und Coracoid.

Fig. 25. Schultergürtel und freie Brustflosse eines jungen *Exocoetus* von 3,3 cm Länge. Vergr. 50. Außer dem primären Skelet (grün) ist die Bildung des sekundären Skelettes (gelb) als Cleithrum und Coracoid (in der Gegend des Präcoracoidfortsatzes) zu sehen.

Fig. 26. Die gegenseitigen Verhältnisse der Radien und Strahlen in der Brustflosse von *Exocoetus*, 2,3 cm lang. Linke Brustflosse. Vergr. 100.

Tafel XXVI.

Fig. 27. Embryo von *Exocoetus* mit 32 Urw. in toto. Vergr. 40.

Fig. 28. Horizontalschnitt von einem älteren Embryo. Es sind die Muskelknospen zu sehen. Vergr. 300.

Fig. 29. Sagittalschnitt eines jungen *Exocoetus* von 2,5 cm Länge; zu sehen: die Anlage der knorpeligen Scapula und das ihr aufliegende Cleithrum (wie bei Fig. 19, Taf. XXV). Vergr. 50.

Fig. 30. Horizontalschnitt durch die freie Brustflosse und der anliegende Teil der Scapula in demselben Stadium; zu sehen: die vier Radialia und das fünfte — dem ersten entsprechend — an die Scapula angewachsen. Vergr. 50.

Fig. 31. *Exocoetus* von 3,3 cm Länge in toto. Vergr. 2.

Die Fig. 23—26 sind von meinem Freunde L. Daniloff ausgeführt, dem ich hiermit meine Erkenntlichkeit ausdrücke.

Über die Fächerorgane, sog. Malleoli oder Raquettes coxales, des vierten Beinpaares der Solpugiden.

Von

H. Rühlemann.

(Aus dem zoologischen Institut in Heidelberg.)

Mit Tafel XXVII, XXVIII und 8 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

Seite
Seitherige Beobachtungen an den Fächerorganen 600
Material und Methoden 603
Äußere Morphologie des Fächerorgans 604
Anatomie und Histologie des Fächerorgans 608
  1. Allgemeiner Überblick 608
    Verlauf der Nerven, der Sinneszellen und ihrer Fortsätze (Sinnesfasern), Tracheen, Blutraum, Epidermis und Cuticula. 608
  2. Genauere Beschreibung der einzelnen Teile hauptsächlich an der Hand der Querschnitte 612
    a. Stiel und basaler Fächerteil bis zur Sinneszellenmasse 612
    b. Die Sinneszellenmasse und ihre Fortsätze (Sinnesfasern) . . . 614
    c. Der distale Rand des Fächers 618
    d. Genaueres über Strukturverhältnisse. Nervenfasern, Nervenfasern- und Sinneszellenkerne usw. 627
Vergleich der Ergebnisse mit Untersuchungen an ähnlichen Organen (Hautsinnesorganen) der Arthropoden 628
Literaturverzeichnis 634
Erklärung der Abbildungen 635

Das vierte Beinpaar der Solpugiden ist durch den Besitz sehr eigentümlicher Organe, der sog. Raquettes coxales oder Malleoli (Kraepelin, 1901), ausgezeichnet. Ein solches Organ ist ein fächerförmiges, flaches, von einem drehrunden Stiel getragenes Plättchen. Beim erwachsenen Tier finden sich auf der Ventralseite jedes vierten Beines fünf derartige Organe, zwei auf der Coxa, zwei auf dem ersten Trochanter und eins auf dem zweiten Trochanter; wogegen bei jungen Solpugiden nur drei auf dem Bein vorhanden sind, zwei auf der Coxa und eins auf dem ersten Trochanter.

Seitherige Beobachtungen an den Fächerorganen.

Was bisher über den Bau und die Funktion dieser Gebilde ermittelt wurde, sei hier kurz hervorgehoben. DUFOUR (62) unterscheidet in seinem großen Werke über die Galeodiden Stiel und Fächer des Organs, betrachtet dabei letzteren als dessen bedeutend wichtigeren Teil. Seine Untersuchungen erstreckten sich auf folgende acht Species: *Galeodes barbarus*, *dastugnei*, *intrepidus*, *phalangista*, *lucasii*, *brunnipes*, *quadrigerus* und *nigripalpis*. Nach ihm ist die Raquette erfüllt von einer »masse pulpeuse«. Wird das Organ gereizt, so trete durch Druck einer im Organ enthaltenen Flüssigkeit die »pulpöse Masse« am distalen Fächerrande teilweise hervor. Dieser ausgetretene Teil vermittle besonders die Perception. Der distale Rand des Fächers selbst laufe in eine schräge Kante aus (en biseau). Von Nerven konnte DUFOUR in der Raquette nichts auffinden. Der Stiel sei mit dem Fächer und mit dem Beinglied durch ein Gelenk verbunden, das dem Organ eine doppelte Bewegung erlaube. Im frischen Zustand seien die Raquettes weißlich gefärbt und fleischig, wahrscheinlich muskulös. Von Figuren gibt DUFOUR nur ein kleines Übersichtsbild über die Stellung der Gebilde am Bein. Physiologisch hält er die Raquettes für »organes de volupté«, die, in der Nähe der ventralen Geschlechtsöffnungen gelegen, bei der Copulation der beiden Geschlechter wechselseitig ineinander griffen und so als Wollustorgane tätig seien. Mit den Kämmen der Skorpione, welchen er eine ähnliche Funktion zuschreibt, seien sie wahrscheinlich nahe verwandt.

In DUFOURS Arbeit werden noch zwei Autoren erwähnt, welche in größeren allgemeinen Arbeiten die Organe gelegentlich beschrieben. Von Interesse dürfte davon nur sein, daß GUÉRIN-MÉNEVILLE (29—44) bei *Galeodes spinipalpis* je sieben Raquettes an jedem Bein, zwei auf der Coxa, zwei auf dem ersten Trochanter und drei auf dem zweiten Trochanter beobachtete; während LATREILLE (31) sich über diese ungewöhnliche Anzahl der Gebilde nicht aussprach, sie aber in seinen Figuren aufnahm. Die kurzen äußeren Beschreibungen der Organe, welche die beiden erwähnten Autoren geben, sind ziemlich unbestimmt.

Erst 30 Jahre nach DUFOUR veröffentlichte GAUBERT (92) eine genauere Beschreibung der Raquettes von *Galeodes barbarus*, bei der zum erstenmal die Schnittmethode angewendet wurde, die allerdings, wie Gaubert selbst zugesteht, wegen der Dicke des Chitins keine günstigen Resultate lieferte. Den Stiel des Organs durchzieht nach Gaubert ein starker Nerv, der sich nach Eintritt in den Fächer verzweigt und dessen einzelne Fasern in mehr oder weniger gewundenem Verlauf bis an den freien konvexen Rand ziehen, welcher zwei niedere Leisten oder Kämme trägt. Mit dem Nerv verläuft eine starke Trachee, die nach Eintritt in den Fächer viele kleine Ästchen abgibt; dieselben versorgen das Gewebe des Fächers bis an den distalen Rand mit Luft. Kurz vor dem peripheren Fächerrand bildet jede Nervenfaser eine kleine ganglióse Anschwellung. Gaubert hält die Raquettes für Tastorgane, indem er, ähnlich wie Dufour (62), ihnen die Fähigkeit zuspricht, den freien konisch zugespitzten Fächerrand mit seinen Nervenendigungen zum Tasten über die beiden seitlichen Leisten oder Kämme hervorstrecken oder ausstülpen zu können. Durch Injektion von Flüssigkeit in den Stiel der Organe konnte Gaubert auch experimentell das Hervortreten des Fächerrandes hervorrufen. Er sah hierbei den freien Rand stets anschwellen und über die Leisten hinausrücken. Zu dieser Hervorstülpung des Randes, meint er, sei also Muskulatur unnötig.

Van Hasselt (84), von dessen Untersuchungen in Gauberts Arbeit die Rede ist, spricht unter anderm von der unbedingten Notwendigkeit der Muskeln für die Ausstülpung des Fächerrandes, was aber wohl durch Gauberts Versuch widerlegt sein dürfte.

Bernard (96) gibt in seinem großen Werke über die Galeodiden vor allem eine genaue äußere Beschreibung der Organe, aus der wir folgendes hervorheben. Seinen Untersuchungen standen folgende fünf Gattungen von Solpugiden zur Verfügung: *Galeodes*, *Solpuga*, *Rhax*, *Cleobis* und *Gluvia*. Der Fächer ist in den Stiel eingelenkt, welch' letzterer selbst auf dem Bein etwas gelenkig beweglich ist. Den distalen Fächerrand bilden zwei niedere Leisten, von welchen die eine im Querschnitt birnförmig erscheint, mit dem dickeren Teil distalwärts gerichtet. Längs des äußersten Randes dieser Leiste (unsre Sinnesleiste) finden sich in einer Reihe feiner Poren die Nervenendigungen. Diese Leiste kann zum Schutze gegen die zweite (unsre Ventralleiste), im Querschnitt mehr fingerartig erscheinende, eingebogen werden. Im Gegensatz zu Gauberts Angaben, der die Nervenendigungen an den Grund der von den beiden Leisten gebildeten Rinne verlegt, erkannte also Bernard zuerst das tatsächliche Verhalten. Wegen der

Dicke des Chitins war es auch Bernard unmöglich, besonders gute Schnitte anzufertigen. Seine Beschreibung des inneren Baues der Raquettes stützte sich deshalb in der Hauptsache auf Beobachtungen an Totalpräparaten, die er in Cedernöl aufhellte und mit den stärksten Vergrößerungen untersuchte. Die Chitincuticula, welche das Organ umkleidet, ist nach ihm durchweg sehr dick und steif, besonders an den Seitenrändern des Fächers. Nahe am distalen Fächerrand zeigt die Cuticula auf der Außenseite der birnförmigen Leiste (Sinnesleiste) einen welligen Bau, wodurch die Einbiegung dieser Leiste gegen die andre erleichtert wird. Über die Fächerflächen sind feine sensible Härchen zerstreut, deren zwei bis drei auf einem Längsschnitt des Organs zu sehen sind. Die inneren Bauverhältnisse beschreibt Bernard folgendermaßen. Der mächtige Nerv, der von feinen Tracheen und Blutkörperchen durchsetzt ist, verbreitert sich beim Eintritt in den Fächer und füllt dessen ganzen Innenraum aus. Auf halber Höhe des Fächers fasert er sich auf, und seine einzelnen Fasern durchziehen im gewundenen Verlauf ein Netzwerk von Blutbahnen, das von Bindegewebe begrenzt ist. Dieses anfangs ganz unregelmäßige Netzwerk wird weiter distal regelmäßiger. Die Hypodermis zeigt im ganzen Verlauf, vor allem im Fächer auf dem Querschnitt, einen ziemlich welligen, d. h. längsfaltigen Bau. Die Zahl dieser Längsfalten beträgt etwa 20—30 auf der Fächerfläche. Distalwärts flachen sie sich immer mehr ab. Mit dem völligen Aufhören der Epidermis, kurz vor dem distalen Fächerrand, erscheinen die Nervenendigungen in feinstreifiger, regelmäßiger, zum Rande senkrechter Anordnung und enden in der oben angegebenen Weise am distalen Rande der birnförmigen Leiste. Von Muskelfasern konnte Bernard im Fächer nichts beobachten. Er führt deshalb, ebenso wie fast alle andern Autoren, die Erection des Organs auf Turgescenz zurück. Im übrigen geht Bernard (96) auf die Funktion der Organe nicht näher ein. Vergleicht man die Stellung der Organe an den drei Beingliedern des vierten Beines mit den Kämmen der Skorpione, so überrascht der ausgesprochene Parallelismus; bei den meisten Skorpionsarten bestehen die Kämme aus denselben drei Gliedern, Coxa, erster und zweiter Trochanter, an denen die Raquettes sich vorfinden, und sitzen der Geschlechtsöffnung nahe. Es läßt sich daraus schließen, daß bei der Urform der Arachniden das vierte Beinpaar an den genannten drei Gliedern bereits sensible Organe besaß. Histologische Ähnlichkeit zwischen Kämmen und Raquettes, sagt Bernard mit Gaubert (92), sei nicht vorhanden. Im einzelnen werde ich noch bei meinen Untersuchungen auf die hier flüchtig besprochenen Ergebnisse BERNARDS zurückkommen müssen.

Material und Methoden.

Zum Studium der Malleoli hatte ich anfänglich nur älteres Institutsmaterial, das im ganzen nicht besonders gut konserviert war. Späterhin gelang es durch die Güte des Herrn Dr. E. ZUGMEYER zwei von ihm in Persien gesammelte weibliche Galeoden vom Wiener Museum zu erhalten, die sich beide wesentlich brauchbarer erwiesen. Diese letzteren Exemplare ergaben sich nach KRAEPELINS Systematik (01) der Solpugiden als weibliche *Galeodes araneoides* (Pall.); die ersterwähnten zum Teil als *Galeodes araneoides* und *Galeodes caspius* Birula (Transkaukasien), Männchen und Weibchen. Alle Exemplare waren in 75%igem Alkohol konserviert, was eine genauere histologische Untersuchung trotz mancher Schwierigkeiten gestattete. Zu meinen Untersuchungen verfertigte ich Schnittserien von 5—10 μ Dicke. Die Schwierigkeiten des Schneidens, welche wegen der Härte des Chitins, besonders bei den älteren Exemplaren, erheblich waren, suchte ich durch eine Vorbehandlung mit einem Gemisch von ein Teil Salpetersäure und zehn Teile Alkohol (70%) zu verringern. Hierin blieben die Organe etwa 12 bis 24 Stunden. Wegen der öfters auftretenden Beschädigung des inneren Gewebes verzichtete ich später auf diese Methode. Bei dem besseren Wiener Material war eine solche Vorbehandlung auch nicht nötig; ich wandte sie bei ihm daher nie an. Hier erwies sich ein rasches Durchführen der Organe durch die Alkohole, Chloroform und Paraffin als sehr nützlich.

Zur Färbung der Totalpräparate verwandte ich nur mit geringem Erfolg Boraxkarmin. Einmal konnte ich bei diesem Verfahren beobachten, wie nach etwa 10 Minuten das ganze Tracheensystem bis in die feinsten Verzweigungen durch den roten Farbstoff erfüllt war und sich daher deutlich von dem übrigen Gewebe abhob, das gar nicht oder nur wenig von der Farbe aufgenommen hatte. Nach längerem Stehen des Präparates verschwand die Tracheenfärbung wieder, und das ganze Objekt zeigte nun in allen Teilen die blasse Farbe des Karmins. Ich wiederholte diesen Versuch mehrfach, doch gelang er nie wieder in solcher Deutlichkeit. Anders verhielt sich salzsaurer Karmin. Hierin ließ ich die Objekte etwa 24—48 Stunden. Um ein besseres Eindringen der Farbe zu erreichen, färbte ich im Wärmeschrank bei 56°. Dieses Verfahren beschleunigt die Färbung sehr, die jedoch leicht zu intensiv wird. Die Präparate zeigen eine deutliche Differenzierung der Gewebe.

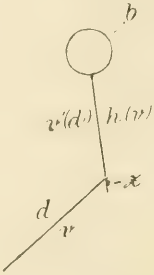
Zur Vorfärbung der zu schneidenden Objekte verwandte ich mit geringem Erfolg Osmiumsäure-Holzessig, mit Safranin-Blochmann als Nachfärbung. Fast ebenso resultatlos war Boraxkarmin mit Nachfärbung von Eisenhämatoxylin. Ich glaube jedoch, daß in beiden Fällen nur die Konservierungsmethode, der Alkohol (vielleicht auch die zulange Aufbewahrung darin) nachteilig wirkten; denn gerade diese Färbungen wurden mit vielem Erfolg von fast allen früheren Autoren angewendet, zwar nicht eigentlich bei den Malleoli, aber bei ähnlichen Organen, beispielsweise den Kämmen der Skorpione oder sonstigen Hautsinnesorganen der Arthropoden. Von Vorfärbungen sah ich deshalb aus obigen Gründen ab. Die besten Färbungen der Schnitte erzielte ich mit Van Gieson-Weigert (Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie Bd. XXI, S. 1) und Blochmannscher Flüssigkeit als Nachfärbung. Auch hier versuchte ich es mit Osmiumsäure als Vorbehandlung, jedoch wieder ohne Erfolg. Die Resultate waren selbst bei van Gieson-Weigert noch sehr ungleich und auf einzelne Teile des Schnittes beschränkt. Bei einem Exemplar war beispielsweise nur die distale Partie gut gefärbt, bei einem andern die Gegend der Sinneszellenmasse. So mußte ich denn manchmal aus verschiedenen Teilen der Objekte und Schnitte kombinieren, besonders zu den Übersichtsbildern. Sehr ungleich war durchweg die distale Partie des Fächers gefärbt.

Äußere Morphologie des Fächerorgans.

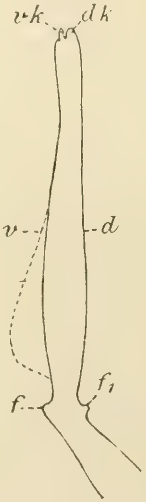
Nach diesen einleitenden Bemerkungen gehen wir zur genaueren Betrachtung der äußeren Morphologie des Malleolus über.

Wie schon erwähnt, sitzen fünf Organe auf der Ventralseite jedes vierten Beines der Solpugiden. Der Stiel der Organe ist bei normaler Stellung der Tiere senkrecht nach dem Boden gerichtet, während der Fächer mehr oder weniger schief nach vorn geneigt ist (Textfig. 1). Die in dieser Stellung des Tieres dem Boden zugewandte Seite des Fächers wollen wir die ventrale oder hintere Seite nennen, während wir die dem Körper des Tieres zugewendete Fächerfläche als die dorsale oder vordere Fächerseite bezeichnen; dieselbe Benennung verwenden wir auch für den Stiel des Organs, ziehen es aber vor, hier mehr von hinterer und vorderer Stielseite als von der ventralen und dorsalen zu reden. Der Fächer des Malleolus, dessen Centriwinkel zwischen 100 bis 140° schwankt, sitzt dem Stiel auf, der an Länge den Radius des Fächers meist ein wenig übertrifft. Im allgemeinen bildet der Stiel in seiner Verlängerung die Symmetrieachse des Fächers;

jedoch ist die Fächerfläche, wie schon erwähnt, stets gegen die Stielachse geneigt. Der dadurch entstehende Neigungswinkel beträgt etwa 30 bis 90°. Es werden gewiß Fälle vorkommen, wo der Fächer in die Stielebene fällt; ich habe einen solchen allerdings bei meinen Objekten nicht beobachtet; darauf werde ich noch einmal bei andrer Gelegenheit zurückkommen. Die inneren und äußeren Organe eines Beines, d. h. die auf der Coxa und die der beiden Trochanteren, zeigen hinsichtlich ihrer Symmetrieverhältnisse mancherlei Abweichungen. Die obigen Verhältnisse, wonach der Stiel in seiner Verlängerung genau die Symmetrieachse der Fächerfläche bildet, treffen meist nur bei dem inneren Organ der Coxa zu. Bei den übrigen Organen neigt sich die Mittellinie des Fächers mehr und mehr schief nach außen, also schief nach außen zur Achse des Stieles, die ihre normale Stellung bewahrt. Diese Drehung des Fächers kann so weit fortschreiten, daß der Stiel und der innere, der Körpermitte des Tieres zugewendete Fächerrand (abgesehen natürlich vom Neigungswinkel) zusammen in eine Linie fallen. Die größte Anzahl der beobachteten Tiere zeigt dies Verhalten an dem äußersten Organ auf dem zweiten Trochanter, die übrigen Malleoli gehen, je medianer sie stehen, in die besprochene, dem innersten Organ der Coxa typische Gestalt über. Der Fächer selbst zeigt meist eine leichte Hervorwölbung seiner beiden Flächen. Beim Weibchen ist diese kaum bemerkbar (Textfig. 2). Die Längsschnitte des Fächers haben hier einen gestreckten, fast durchweg parallelen Verlauf der Dorsal- und Ventralfläche vom Fächercentrum bis zum distalen Rand. Anders beim Männchen. Hier schwillt die ventrale Fächerfläche im mittleren Drittel des Centriwinkels kurz unterhalb der Zapfen plötzlich so stark an, daß die Dicke des Fächers sich verdoppelt. Distalwärts flacht

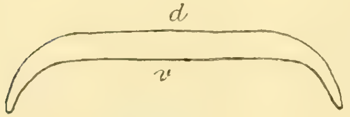


Textfig. 1.
Schematische Darstellung der Stellung der Malleoli am Beinglied. ***d***, dorsal; ***v***, ventral; ***v'***(***d***), vorn (dorsal); ***h***(***v***), hinten (ventral); ***b***, Beinglied; ***z***, Zapfen.



Textfig. 2.
Mittlerer Längsschnitt durch das Fächerorgan. Die ausgezogenen Linien stellen den Typus des Weibchens dar, die gestrichelte Linie, die Hervorwölbung auf der ventralen Fächerfläche ist nur beim Männchen anzutreffen. ***vk*** u. ***dk***, ventraler und dorsaler (Sinnes)kamm; ***v***, ventral; ***d***, dorsal; ***f***, hintere (ventrale) Längsfalte; f_1, vordere (dorsale) Querfalte.

sich diese Erhöhung immer mehr ab. In der distalen Hälfte des Fächers ist sie nicht mehr zu erkennen (Textfig. 2). Neben dieser Erscheinung zeigen die Fächer des Männchens eine leichte Umbiegung ihrer seitlichen Ränder, wobei, wenn man auf die ventrale, die Zapfenfläche des Organs sieht, diese Ränder dem Beschauer zugewendet sind. Am ausgeprägtesten ist diese Umbiegung am distalen Fächerrande (Textfig. 3). In den Größenverhältnissen der Organe zeigt sich eine weitgehende Verschiedenheit, und zwar nicht nur bei den einzelnen Organen desselben Individuums, sondern vor allem zwischen Männchen und Weibchen ganz allgemein. Die medianen Organe, also die der Coxen, sind gewöhnlich kleiner als die äußeren auf den Trochantern. Man kann daher eine allmähliche Größenzunahme nach außen beobachten. Diese bezieht sich aber in der Hauptsache nur auf den Fächer. Relativ geringe Schwankungen bei beiden Geschlechtern zeigen die Dimensionen des Stieles. Seine Länge beträgt durchschnittlich 1,4 bis 1,8 mm, sein Durchmesser 0,3 bis 0,4 mm. Beträchtlicher sind die Größenunterschiede des Fächers beim Männchen und Weibchen. Hier mißt die Sehne des Kreisausschnittes — als einen solchen können wir die übliche Form des Fächers ja auffassen (Fig. 1) — beim Weibchen 1,5 bis 1,9 mm, beim Männchen hingegen doppelt so viel, nämlich 3,2 bis 4 mm.



Textfig. 3.

Die Umbiegung der seitlichen Ränder in der distalen Fächerregion eines männlichen Malleolus. *d*, dorsal; *v*, ventral.

Der Stiel besitzt, von seiner Basis am Bein an, in $^4/_5$ seiner Länge fast durchweg einen kreisrunden Querschnitt. Im distalen Fünftel, mitunter schon etwas früher, beginnt eine dorsoventrale Abplattung (Fig. 16 und 17), so daß die dorsoventrale Dicke des Stieles an der Gelenkstelle beim Weibchen weniger, beim Männchen etwas mehr als die Hälfte des ursprünglichen Stieldurchmessers beträgt. Auf derselben dorsoventralen Dicke erhält sich auch der Fächer in seiner ganzen Ausdehnung, abgesehen von der bereits erörterten Anschwellung beim Männchen (Textfig. 2). Der Fächer verdünnt sich nur an seinem distalen Rand. — Stiel wie Fächer besitzen eine dicke Cuticula, die in ihrem Verlauf mitunter viele Unregelmäßigkeiten, Erhebungen und Vertiefungen, erkennen läßt. Eine konstante Bildung, die ich am Stiel des Weibchens immer antraf, ist folgende. Kurz über der Basis des Stieles beginnt auf dessen hinterer (ventraler) Seite eine Längseinfaltung der Cuticula (bzw. der Stielwand) (Fig. 1 *f*). Distalwärts vertieft sich diese Falte immer mehr, wird jedoch kaum tiefer als $^1/_3$ des Stielradius, bis sie kurz vor der Übergangsstelle in den Fächer (Fig. 1) plötzlich in eine sehr tiefe, weite Einbuchtung übergeht, die fast ein Drittel der Stielbreite und ein Viertel der dorsoventralen Dicke des Stieles erreicht (Fig. 17 *f*). Die seitlichen Ränder dieser Vertiefung erheben sich an der Gelenkstelle links und rechts zu je einem großen Zapfen (Fig. 1, 2 und 17 *z*), deren freie Enden über die Gelenkstelle distal hinausragen. Auf der Höhe dieser Zapfen ist dorsal eine ansehnliche Querfalte der Cuticula (Fig. 1 und 2 f_1), die sich am Totalpräparat als eine Lesite von einem Seitenrand des Stieles bis zum andern erstreckt, und die wohl als Gelenkfalte bei den Bewegungen des Fächers gegen den Stiel fungiert. In der beschriebenen Weise finden wir die cuticularen Verhältnisse des Stieles beim Weibchen.

Abweichend davon zeigt das Männchen längs der hinteren (ventralen) Seite des Stieles nicht nur eine, sondern vier bis sechs unregelmäßig verlaufende Längsfalten, die basal flach sind, distal sich immer mehr vertiefen (Fig. 16 *f*). Diese Falten laufen nach der Gelenkstelle zu immer mehr zusammen und gehen dort ebenso wie beim Weibchen in die Einbuchtung zwischen den Zapfen über.

Es läßt sich hier vielleicht eine Bemerkung über die eventuelle Funktion des Organs anfügen. Die Malleoli stehen, wie schon erwähnt, ventral, den Stiel senkrecht zum Boden gerichtet, den Fächer schräg nach vorn geneigt (Textfig. 1). Bei ausgestreckter Stellung der Beine ist zu vermuten, daß der Fächer bei seiner Lage und Größe am Boden streift. Bewegt sich das Tier nun vorwärts, so wird der Fächer durch seine Reibung an der Unterlage in entgegengesetzter Richtung um den Neigungswinkel bis an die freien Zapfen — darüber hinaus kann er ja nicht — umgebogen, so daß Stiel und Fächer in einer Ebene liegen. Daß sich der Fächer bis an die Zapfen zurückbiegen läßt, habe ich selbst beobachtet. Wenn ich keine Organe derart ausgestreckt bei meinen Objekten antraf, so lag das wohl an der Konservierung. Vielleicht bedingt eben nur das Vorwärtsbewegen des Tieres das Zurückdrücken des Fächers bis an die Zapfen (*z*). Im Ruhezustand tritt der Fächer wohl wieder in die frühere, gegen den Stiel geneigte Lage zurück, was vielleicht nur auf stärkerer Spannung der dorsalen Cuticula beruht. Ist der Fächer in obiger Weise bis zu den Zapfen (*z*) zurückgebogen, so schleift die dorsal gelegene Leiste des distalen Fächerrandes mit den Nervenendigungen am Boden. Die Beweglichkeit des Stieles am Beinglied, wie sie schon BERNARD (96) annimmt, spricht nicht gegen diese Möglichkeit.

Der distale Fächerrand trägt, wie hervorgehoben, längs seines Verlaufes die beiden Leisten (Fig. 2 und 4 *dk* und *vk*), wovon die dorsale an ihrer Basis noch von einer äußeren niederen Leiste begleitet wird (Fig. 2, 4 *ab*). Bernards (96) Beobachtung, daß die dorsale oder Sinnesleiste sich zu ihrem Schutze gegen die ventrale einzubiegen vermag, konnte ich an meinem konservierten Material natürlich nicht feststellen. Beide Leisten waren stets ausgestreckt. Immerhin besitzt diese Beobachtung einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit, weshalb ich sie, obgleich meine Befunde keine Beweise dafür ergaben, nicht bezweifeln möchte. Über die dorsale Fächerseite, nicht über beide Flächen, wie Bernard (96) meint, sind feine distal gerichtete cuticulare Härchen zerstreut, vier bis fünf auf einem Längsschnitt. Als sensibel darf man sie wohl nicht bezeichnen, wenigstens konnte ich keine Nerven zu ihnen verfolgen (Fig. 9 *cuh*).

Anatomie und Histologie des Fächerorgans.

1. Allgemeiner Überblick.

Indem ich zur Besprechung der inneren Bauverhältnisse übergehe, möchte ich zunächst eine kurze Übersicht der allgemeinen Organisation vorausschicken. Vom Bein aus dringen ein starker Nervenstamm und eine große Trachee (Fig. 1 und 2 *n*, *tr*) in den Stiel des Malleolus ein. Mit beider Eintritt in den Stiel tritt ein starker Muskel auf, verschwindet aber an der Stielbasis. Er dringt also nicht, wie Hasselt (84) meint, tiefer in den Stiel oder gar bis in den Fächer ein. Er bewirkt die geringe Beweglichkeit des Malleolus am Bein. Bereits in der Stielbasis beginnend, teilt sich die Trachee successiv in mehrere Äste (Textfig. 4, S. 611), so daß wir an der Gelenkstelle zwischen Stiel und Fächer etwa 10—15 Tracheenzweige finden, die dann im Fächer ihre Zahl rasch vermehren. Nerv und Tracheen liegen im Stiel in einem großen Blutraum (Fig. 2 *dbl*), der sich in den Fächer fortsetzt. Mit dem Übergang in diesen breitet sich der Nerv fächerförmig aus und füllt so als dünnes Band (Fig. 1 *n*), wie vorher den Stiel (Fig. 2 *n*), die ganze Breite des Fächers aus. Nur an der Fächerbasis und am distalen Fächerrand bleibt die Nervenausbreitung in geringer Entfernung von den seitlichen Fächerrändern zurück (Fig. 1). Etwa auf halber Höhe des Fächers fasert sich der Nerv in einzelne Fasern auf (Fig. 2 *nf*), von denen jede sich an eine etwa spindelförmige Gruppe großer Sinneszellen begibt (Fig. 2 und 13 *sz*). Diese füllen in ihrer Gesamtheit das mittlere Drittel des Fächerlumens vollständig aus. Beim Übergang in eine solche Zellgruppe schwillt die Nervenfaser gewöhnlich spindelbis kelchförmig an (Fig. 2, 13 *spf*). Solche Anschwellungen treten jedoch auch schon im Verlauf der Nervenfasern vor ihrer Vereinigung mit den Sinneszellengruppen auf (Fig. 2 *spf*).

Jede der erwähnten Sinneszellengruppen besteht aus ungefähr drei bis zwölf Sinneszellen. Zwei bis vier solcher Zellen sind gewöhnlich in der Längsrichtung hintereinander gereiht, eine bis zwei in der Querrichtung (Fig. 2 und 13). Vielfach sind nun diese einzelnen Zellgruppen oder Säulen so stark zusammengedrängt, daß ihre Berührungsflächen sich mehr oder weniger abflachen und dicht aneinander pressen; weshalb man, wie das ein Längsschnitt (Fig. 2) deutlich zeigt, eher von einer kompakten Masse von Sinneszellen zu sprechen geneigt wäre, in der die einzelnen Gruppen als solche schwer zu erkennen sind. Jede Sinneszelle läuft distalwärts in einen langen Fortsatz oder eine Sinnesfaser (wie wir sie nennen wollen) aus, der sich rasch beträchtlich verfeinert (Fig. 2 und 13 *szf*). Die zu einer Sinneszellengruppe gehörigen Fortsätze bleiben auf eine längere Strecke miteinander zu einem Band vereinigt, worin sich namentlich auch die Gruppenbildung der Sinneszellen dokumentiert. Auffallend ist es, daß wir in der Halsgegend (Fig. 2 u. 21 *h*), d. h. da, wo die Fortsätze sich am meisten verschmälern, viel weniger solcher Sinnesfasern antreffen, als es die Zahl der Sinneszellen verlangt (Fig. 2 *sz*). Es liegt nahe, anzunehmen, daß einzelne der Fortsätze einer Gruppe sich miteinander vereinigen. Solche in der Zahl ihrer Fortsätze reduzierten Faserbündel treten weiter distal mit benachbarten Bündeln, die ebenfalls ihre Faserzahl verringert haben, zu zwei und mehr zusammen. Letztere Verhältnisse zeigen uns die Querschnitte (Fig. 21 u. 22) aus der Halsregion (*h*). Beim Weibchen zählt man hier etwa 20—30 isolierte Bündel, beim Männchen dagegen ungefähr 100—120, wobei jedes Bündel selbst etwa 10—16 Fasern aufweist. Die vorgetragene Auffassung von dem Verlauf der Sinneszellen halte ich für die wahrscheinlichste. Wenn ich auch auf Längs- und Flächenschnitten keine der Sinneszellengruppen in dem geschilderten Verlauf vollständig im Zusammenhang beobachten konnte, so ließen sich doch häufig einzelne Sinneszellen einer Gruppe auf eine größere Strecke verfolgen.

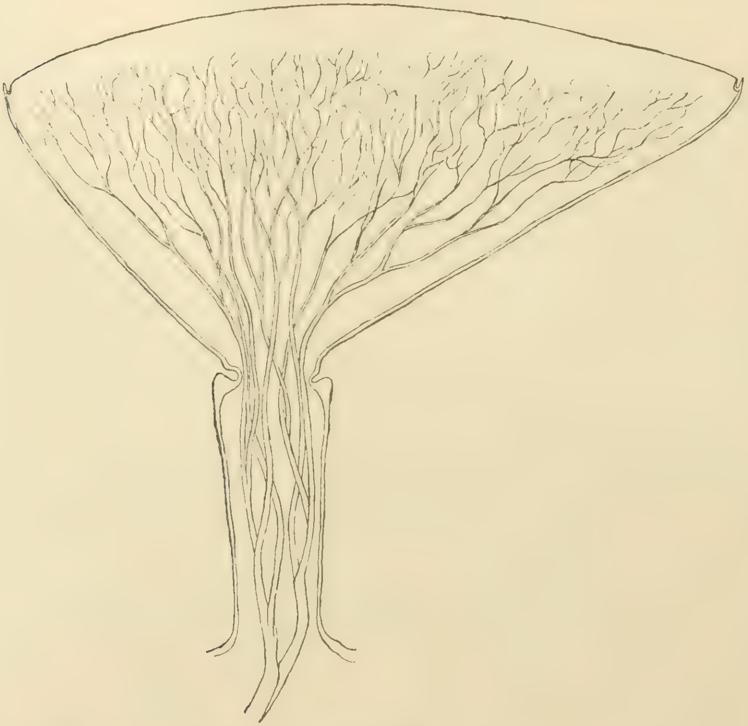
Die letzten Enden der Sinnesfasern treten zu einer schmalen Rinne (Fig. 3, 4 *u*) am äußersten Rand der dorsalen Leiste und sollen erst später genauer geschildert werden.

Da der bandförmige Nerv den Stiel nur zum kleineren Teil erfüllt (Fig. 2 und 16 *n*), so bleiben im Stiel zwei weite Bluträume, von denen der hintere (ventrale) (Fig. 2 und 16 *vbl*) viel ansehnlicher ist als der vordere (dorsale) (Fig. 2 und 16 *dbl*); der Nerv durchzieht daher den

Stielhohlraum exaxial. Gegen das distale Ende des Stieles nähert sich der Nerv immer mehr der Vorder- (Dorsal-) Wand und legt sich beim Männchen dieser schließlich an, so daß hier der vordere (dorsale) Blutraum schwindet (Fig. 2 *dbl*). Im Fächer tritt dagegen der dorsale Blutraum nochmals auf eine kurze Strecke auf und verschwindet distal wieder in der sog. Halsregion (Fig. 2 *h*); der ventrale erhält sich zunächst in seiner mächtigen Ausdehnung, bis beide Bluträume am basalen Teil der Sinneszellenmasse wegen deren ansehnlicher Dicke zurücktreten. Es macht sich in diesen Verhältnissen ein gewisser Unterschied zwischen Männchen und Weibchen bemerkbar, indem bei letzterem die direkte Verbindung zwischen den Bluträumen, denen des Stiels und des basalen Fächerteils nicht allein ventral, sondern auch dorsal auf der ganzen Breite des Stieles und des Fächers besteht. Der Nerv wird dadurch, allerdings nur in geringem Grade, von der dorsalen Epidermis abgedrängt. In der Halsgegend (Fig. 2, 21 *h*) treten die beiden Bluträume von neuem auf, da hier die Sinnesfasern sehr verschmälert sind, um dann durch die Endverbreiterung des Sinnesfasernbandes verdrängt zu werden (Fig. 2). Eine Verbindung zwischen den basalen Bluträumen proximal von der Sinneszellenmase und den distalen der Halsgegend, die ja wohl vorhanden sein muß, ist auf Längsschnitten nicht zu erkennen. Hier und da beobachtete ich aber auf Querschnitten (Fig. 19, 20 *bz*) Blutkörperchen in der Region der Sinneszellenmasse, was dafür spricht, daß doch mindestens auf der ventralen Seite, wo diese häufiger anzutreffen waren, Zusammenhänge der beiden Bluträume bestehen. Meistens fanden sich die Blutkörperchen um die distalwärts verlaufenden Tracheenzweige.

Die Tracheen (Textfig. 4 und Fig. 2 *tr*) liegen in all ihren Verzweigungen an der Ventralseite des Fächers und unmittelbar dem inneren Gewebe auf. Einzelne Tracheenästchen trifft man mitunter im Innern des Nerven, wo sie zwischen den einzelnen Fasern verlaufen, ebenso zwischen den Sinneszellengruppen, was jedoch seltener vorkommt (Fig. 2 und 20 *tr*). Die Tracheen ziehen ventral über die Halsgegend (Fig. 2 *h*) hinaus fast bis an den freien Fächerrand.

Die Epidermis bleibt im Stiel sehr niedrig, im Fächer wird sie dagegen höher (Fig. 2 *ep*). Kurz vor dem proximalen Beginn der Sinneszellenmasse und von da bis fast an den distalen Fächerrand bildet sie Längsfalten (Fig. 1 und 21 *ep*). Diese Epidermisfalten bleiben auf der ventralen Fächerfläche distalwärts viel niederer als auf der dorsalen. Auf einem Querschnitt der Halsgegend (Fig. 21) zählte ich auf jeder der Fächerflächen beim Weibchen etwa 20—25 solcher Epidermisfalten, beim Männchen dagegen über 100. Ihre Zahl entspricht ungefähr der Anzahl der Bündel der Sinnesfasern in derselben Region. Distal von der Halsgegend, wo die Sinnesfasermassen sich so verdicken, daß sie die Hohlräume des Fächers allmählich vollständig erfüllen, vertiefen sich die Falten sehr und verdrängen das innere Lumen des Fächers mehr und mehr, behalten aber dabei die konstante Zahl bis zu ihrem distalen Ende bei. Alternierend greifen die dorsalen und ventralen Falten (Fig. 24) ineinander ein, so daß der zwischen ihnen liegende Raum, der die Sinnesfasern enthält, auf Querschnitten als ein geschlängeltes Band erscheint (Fig. 24, 26, 27 und 28). Außer den geschilderten Längsfalten der Epidermis beobachtete man, sowohl dorsal als ventral, manchmal je 2 bis 3 Querfalten, die sich aber nicht über die ganze Breite des Fächers erstrecken und in ihrem Verlauf ziemlich unregelmäßig sind (Textfig. 6, 7 und 8). Diese Querfalten treten nur



Textfig. 4.

Das Tracheensystem im Fächerorgan.

wenig deutlich hervor. Bei manchen Malleoli konnte ich sie überhaupt nicht finden.

Die Cuticula erscheint bei schwacher Vergrößerung zweischichtig (Fig. 2 *cu*). Auf ihre besonderen Verhältnisse am distalen Fächerrand (Fig. 3 *cu*) werden wir später eingehen.

2. Genauere Beschreibung der einzelnen Teile, hauptsächlich an der Hand der Querschnitte.

Ich wende mich nun zu einer genaueren Besprechung des inneren Baues der Malleoli, was wohl am besten zunächst an der Hand der Querschnitte geschieht. Fig. 16 zeigt den Querschnitt eines männlichen Organs aus der mittleren Höhe des Stieles[1].

Wir sehen den fast kreisrunden Querschnitt des Stieles mit den schon oben erwähnten hinteren (ventralen) schwachen Längsfalten (*f*). Der bei schwacher Vergrößerung abgebildete Schnitt zeigt die scheinbare Zweischichtigkeit der Cuticula. Die genauere Untersuchung der Cuticula läßt aber mindestens drei Lagen unterscheiden, wie sie auf Fig. 9 und 10 dargestellt sind. Zu äußerst findet sich eine dünne Lage (*a*), die aus einer Schicht von kleinen dunklen Höckerchen besteht. Unter ihr folgt eine zweite, vielfach dickere homogene Lage (*b*). Manchmal scheint es, als ob diese von feinen vertikalen Streifen durchzogen wäre, die von den Höckerchen der Lage (*a*) nach innen verliefen. Nach innen ist die Lage (*b*) von einem feinen dunklen Saum begrenzt. Die dritte und innerste Lage (*c*) besteht aus dünnen, der Fächerfläche parallel verlaufenden Schichten und übertrifft an Mächtigkeit die beiden äußeren Lagen. Ihre äußere Region ist meist dunkler tingiert als die innere; bisweilen findet sich aber auch das Umgekehrte (Fig. 17). Man ist geneigt, die stärkere Färbung dieser Lage (*c*) auf eine größere Dichte der einzelnen Lamellen zurückzuführen. Außer dem geschichteten Bau ließ die Innenlage (*c*) stellenweise feine und enge, senkrecht von der Epidermis aufsteigende, mitunter schwach wellig verlaufende kanälchenartige Bildungen erkennen. Besonders deutlich trat dies auf einem Querschnitt hervor aus der mit * bezeichneten Region des Längsschnittes (Fig. 2 *). Die genauere Natur dieser Streifung konnte ich nicht feststellen. Auf der hinteren (ventralen) Seite des Stieles sind die cuticularen Höckerchen der Außenlage stärker entwickelt als auf der vorderen (dorsalen) (Fig. 2,

---

[1] Für die meisten Verhältnisse ist es gleichgültig, ob wir Schnitte der Organe des Männchens oder des Weibchens zugrunde legen, da die Verhältnisse bei beiden dieselben sind. Abweichungen beider Geschlechter, wie sie vorkommen und teilweise schon erwähnt wurden, sind von untergeordneter Bedeutung.

17 *z*; und 16 *f*), dazu kommt, daß die Lage hier noch einen schwachen, eng welligen Bau zeigt, was besonders ventral an der Gelenkstelle in Fig. 17 deutlich hervortritt. Bei schwacher Vergrößerung erscheint sie deshalb als feine Punktierung. Die Mittel- und Innenlage sind im Stiel ventral immer blässer als dorsal. Eine Erklärung dieser Erscheinung konnte ich nicht finden.

Unter der Cuticula zeigt der Querschnitt (Fig. 16) die Epidermis als ganz dünne Zellschicht mit vielen kleinen punktierten Kernen. Sie hat hier gewöhnlich die Dicke der mittleren Cuticulalage (*b*). Nach innen wird sie von einer dünnen Basalmembran begrenzt (*bm*).

Der dorsale Blutraum des Stieles (Fig. 2, 16 *dbl*) ist dunkler und kleiner als der ventrale (Fig. 2, 16 *vbl*), der etwas über die Hälfte des Lumens einnimmt. Die dunklere Farbe des dorsalen Raumes läßt sich, wenn sie nicht von Zufälligkeiten oder dem Einfluß der Konservierung herrührt, vielleicht auf die große Menge der Blutkörperchen zurückführen (Fig. 2 *vbl*).

Etwas außerhalb der Achse des Stieles verläuft der Nerv als ein niederes Band (vgl. Fig. 2 *n*) von der einen Seite des Stieles bis zur andern. Verfolgen wir die Stielquerschnitte distal, so sehen wir den Nerv sich mehr und mehr der vorderen (dorsalen) Seite des Stieles nähern, um ihr an der Gelenkstelle schließlich aufzuliegen (Fig. 17). Hinter (ventral) dem Nerv liegen die Tracheen, die (Fig. 16 *tr*) in der Achtzahl in verschiedenen Dimensionen vorhanden sind. Die meisten liegen dem Nerv unmittelbar auf, einzelne sind aber auch in ihn eingedrungen, eine liegt frei im Blutraum. Der Nerv besteht aus vielen locker vereinigten Fasern. Zwischen diese schieben sich, wie es der Querschnitt deutlich zeigt, außer Tracheen auch Blutkörperchen ein (Fig. 16 *bz*). Daraus dürfte wohl hervorgehen, daß beide Bluträume durch die ziemlich lose gefügten Nervenfasern in Verbindung stehen. Die Nervenfasern besitzen langgestreckte Kerne, die aber nur in größeren Distanzen wiederkehren, so daß im Querschnitt höchstens ein Viertel der Fasern mit Kernen angetroffen werden.

Auf Fig. 17 (vgl. Fig. 2), einem Querschnitt durch die Gelenkstelle eines männlichen Organs, beobachten wir vor allem die dorsoventrale Abplattung, die beiden ventralen Zapfen (*z*) und zwischen ihnen die Einbuchtung (*f*). Der rechte Zapfen (von der ventralen Seite betrachtet) ist noch auf breiter Basis mit dem Stiel verbunden, während der andre kurz vor seinem Freiwerden getroffen ist. Der Querschnitt ist durchaus nicht schief geführt, sondern zeigt nur, was auch an einzelnen Totalpräparaten deutlich zu erkennen war, daß die Zapfen nicht immer symmetrisch liegen, auch nicht durchweg gleiche Größe besitzen. Die gesamte Cuticula hat sich sehr verdickt, besonders an den Stielseiten und den Zapfen. Diese Verdickung beruht hauptsächlich auf starkem Anwachsen der inneren lammellösen Lage (*c*). In die Zapfen ragt die Epidermis hinein, die sich am rechten etwas losgelöst hat. Dieses Verhalten ändert sich in dem freien Teil der Zapfen; das geringe Lumen, das die Zapfen hier zeigen und das gegen die Spitze durch Verdickung der cuticularen Wände sehr klein wird, ist nicht mehr von Epithel ausgekleidet. Obwohl diese Erscheinung auf allen Schnitten angetroffen wurde, ist es doch sehr wahrscheinlich, daß sie nur durch die Konservierung hervorgerufen wurde. Auf der Ventralseite tritt in Fig. 17 besonders die starke Punktierung der Außenlage (*a*) der Cuticula hervor. Der ventrale Blutraum erscheint in der besprochenen großen Ausdehnung. Bemerkenswert ist der hier schon angedeutete Beginn der ventralwärts gerichteten Umbiegung der seitlichen Ränder des Fächers, die ich bereits bei der äußeren Morphologie erwähnte (Textfig. 3). Die Tracheendurchschnitte haben sich gegen Schnitt (Fig. 16 *tr*) fast auf das Doppelte vermehrt (Fig. 17 *tr*). Sie sind mit dem Nerven an die dorsale Fächerbasis gerückt. Blutkörperchen sind auch hier in den Nerven eingedrungen. — Die folgenden Figuren (Fig. 18—20, 22—28, 11 usw.) stellen immer nur Teile von Querschnitten dar. Fig. 18 (vgl. Fig. 2 [Linie: Fig. 18]) zeigt den Nerven kurz vor seinem Übergang in die Sinneszellenmasse. Wie schon erwähnt, schwillt jede Nervenfaser da, wo sie zu einer Sinneszellengruppe tritt, spindel- oder kelchförmig an (Fig. 2 und 13 *nf* und *spf*). Derartige Verdickungen können jedoch auch schon zuvor im Verlauf der Nervenfasern auftreten, ja ich habe zuweilen zwei bis drei an ein und derselben Faser beobachtet. Fig. 18 zeigt daher außer den Querschnitten gewöhnlicher Nervenfasern auch zahlreiche solche spindelige Anschwellungen im Querschnitt. Diese entstehen durch allmähliche Verdickung der Faser, wobei sich die Anzahl ihrer Kerne stark vermehrt. Eine solche Spindel kann drei bis zwanzig Kerne enthalten. Statt der langgestreckten Form, welche die Kerne der Nervenfasern gewöhnlich zeigen, werden sie in diesen Anschwellungen nahezu kugelig (Fig. 2 und 13 *spf*). Zellgrenzen sind in diesen Anschwellungen nicht zu erkennen, so daß sie nicht etwa als eine Gruppe kleiner Ganglienzellen gedeutet werden können. Da die Kerne sicher in der Faserverdickung liegen, so könnte man die ganze Anschwellung höchstens als eine vielkernige Ganglienzelle ansehen. Ebenso sicher aber scheint es, daß es sich nicht um Zwischengewebs- oder Neurilemmkerne handelt. — Von Sinneszellen ist auf diesem

Schnitt noch nichts zu sehen (Fig. 18). Diese sind dagegen auf den folgenden beiden Querschnitten (Fig. 19, 20) getroffen. Ehe ich aber zur Besprechung dieser Schnitte übergehe, möchte ich noch auf eine eigentümliche Bildung der Epidermis beim Männchen aufmerksam machen. Kurz vor dem Beginn der Sinneszellenmasse (Fig. 2 *) beginnt hier an der Basis der Hervorwölbung der ventralen Fächerfläche (Textfigur 2) die Epidermis sich auffallend zu verdicken. Zuerst treten einzelne Zellen durch stärkeres Auswachsen hervor, dann aber eine ganze Reihe solcher. Die einzelne Zelle wird höher und schwillt gewöhnlich basal stärker an. Die früher mehr länglichen Kerne runden sich ab und werden größer. An keiner andern Stelle zeigt die Epidermis ein ähnliches Verhalten. Ihre Zellen erinnern hier an einzellige Drüsen, doch war bei genauerer Untersuchung nichts von Ausführgängen in der Cuticula wahrzunehmen. An der Innenlage (*c*) der Cuticula beobachtete ich an dieser Stelle nur die schon besprochenen feinen gewundenen kanälchenartigen Bildungen. Die geschilderte Epidermisverdickung steht daher wohl nur mit der Abscheidung der Cuticula in Beziehung.

Die Sinneszellen sind mit ihrem proximalen erweiterten Teil mehr der dorsalen Fächerfläche genähert (Fig. 2), der Seite, wo sich die Nervenfasern förmlich als eine dünne Lage über die Sinneszellenmasse hinziehen, um noch die distaleren Sinneszellengruppen kurz vor dem Ende der Sinneszellenmasse zu innervieren. Die Form der einzelnen Sinneszellen und ihr Verband zu Gruppen oder Säulen wurde bereits im allgemeinen Teil eingehend besprochen, ebenso wie der Verlauf ihrer Sinnesfasern und das Verhalten dieser zueinander. Nicht erwähnt wurde bis jetzt aber eine Art Zwischengewebe (Fig. 2 *zgk*), das sich von der distalen Region her zwischen die einzelnen Sinneszellengruppen einschiebt. Im Gegensatz zu den gewöhnlichen Nervenfasern mit ihren spindelförmigen vielkernigen Anschwellungen (Fig. 2 *nf*), die von der Dorsalfläche her sich in distaler Richtung zwischen die Sinneszellengruppen erstrecken, beobachten wir auch vereinzelte Kerne, die auf den Grenzen der Sinneszellengruppen, oder bei lockerer Zusammenlagerung zwischen die einzelnen Gruppen und ihre Fortsätze eingeschaltet sind (Fig. 2 und 20 *zgk*). Seinem Ursprung nach stammt das Zwischengewebe von der in der distalen Fächerregion einwuchernden Epidermis her, was später genauer besprochen werden soll. Fig. 13 ist der Längsschnitt einer einzelnen Sinneszellengruppe; in derselben Form erscheinen die Sinneszellen auch im Flächenschnitt. In kelchförmiger Gestalt umfaßt die angeschwollene Nervenfaser die Basis der proximalen

Sinneszelle, gleichsam wie die Eichel an ihrem unteren Teil von dem Napf umspannt wird.

Leider vermochte ich trotz großer Bemühungen nicht die wichtige Frage genügend aufzuklären, auf welche Weise sich die an eine Sinneszellengruppe proximal herantretende Nervenfaser mit den einzelnen Sinneszellen verbindet. Wie bemerkt, tritt zu jeder Gruppe eine Nervenfaser und bildet an der Basis eine vielkernige kelchartige Anschwellung (Fig. 2 und 13 *spf*). Allem Anschein nach breitet sich diese Nervenanschwellung noch etwas seitlich und distalwärts um die Gruppe als feine Umhüllung aus. Auf Fig. 13 bemerkt man auch eine Nervenfaser, welche an den proximalen Teil der Zelle sich begibt. Auch neben der Zelle zieht eine Nervenfaser hin, die jedoch selbständiger Natur zu sein scheint. Wie gesagt, läßt sich über die Art, wie die mehr distalen Zellen einer Gruppe mit Nerven in Verbindung treten — ob sich die Nervenanschwellung der Basis auf der Oberfläche der Gruppe verzweigt und die einzelnen Sinneszellen innerviert, oder ob sie durch die Gruppe Fortsätze zu den Zellen sendet —, keine Klarheit erzielen.

Ein Querschnitt durch die Sinneszellenregion, wie ihn Fig. 19 (vgl. Fig. 2 [Linie: Fig. 19]) darstellt, zeigt uns vor allem die stark zusammengepreßte Form der Sinneszellen. Kaum daß noch die Gruppen in ihrer charakteristischen Gestalt zu erkennen sind. Zwischen die einzelnen Gruppen schieben sich zahlreiche Nervenfasern (Fig. 19 *nf*) in unregelmäßigen Zügen; unter sie verteilen sich Kerne des Zwischengewebes (Fig. 19 *zgk*), wenn auch noch nicht in dem Maße wie auf dem folgenden Querschnitt. Dorsal verläuft die Hauptmenge der Nervenfasern, teils in gewöhnlicher Gestalt, teils als spindelförmige Nervenanschwellungen.

Fig. 12 zeigt den Querschnitt einer Sinneszellenpartie stärker vergrößert. Ungefähr zehn Zellen sind hier von einer Menge von Nervenfasern (Fig. 12 *nf* und *spf*) umgeben, die einen fast nahezu geschlossenen Ring um sie bilden. Die größeren Zellen des Querschnittes sind solche, die in ihrer proximalen dicksten Region getroffen sind; die kleineren sind Ausläufer mehr proximal gelegener Zellen. Inmitten dieser scheinbar einheitlichen Zellgruppe liegen zwei kleine Kerne (Fig. 12 *zgk*). Sie sind nicht von Nervenmasse umgeben, die immer durch dunkle Färbung und besondere Struktur zu erkennen ist; es sind also sicher Zwischengewebskerne. Das Vorhandensein dieser Kerne lehrt, daß mindestens zwei, wahrscheinlich sogar drei (eine links und zwei rechts) Sinneszellengruppen scheinbar zu einer einzigen zusammengedrängt sind. Die Möglichkeit, daß in die einzelne Gruppe oder Säule selbst

Zwischengewebe eindringt, ist zwar nicht ausgeschlossen, aber nach Vergleich der Längsschnitte unwahrscheinlich. Erst wenn sich der Verband der Sinneszellen einer Gruppe lockert, beginnt sich Zwischengewebe zwischen die Ausläufer der Sinneszellen einzuschieben.

Das Plasma der Sinneszellen ist ohne besondere Einschlüsse. Es ist jedenfalls nur sehr mangelhaft konserviert und daher sehr locker. Hierauf beruht es auch wohl, daß es häufig stärker zusammengeballt erscheint, so zum Teil auf Fig. 2 in den proximalen Enden der Zellen. Die Fortsätze der Sinneszellen (Sinnesfasern) sind stets sehr arm an Plasma und daher sehr hell.

Mit Beginn der Sinneszellenmasse verdickt sich die ventrale und dorsale Epidermis in ungefähr gleichem Maße ohne jede Faltung (Fig. 2 und 20); vielmehr liegt sie der Cuticula dicht an. Die ventrale faltenlose Lage der Epidermis zeigt dabei ein sehr eigentümliches Verhalten. Die Zellgrenzen des Epithels, die auf dem Querschnitt direkt unter der Cuticula gut ausgeprägt sind, verwischen sich in der tieferen Region der Epidermis vollständig (Fig. 20 *vep*). Das Plasma wird gleichmäßiger und feiner granuliert. Auch die Abgrenzung der Kerne wird immer undeutlicher, bis sie schließlich nur noch als ein schwach punktiertes Band an der Innenseite der Epidermis erscheinen. Dieses Verhalten zeigt sich in der ganzen Ausdehnung der Sinneszellenmassen, bis kurz vor die sog. Halsregion (Fig. 2 *h*). Was die Bedeutung dieser eigentümlichen Erscheinung ist, blieb unaufgeklärt. Eine Veränderung durch die Konservierung scheint aber sicher ausgeschlossen; dagegen spricht das überall gleichmäßige Vorhandensein dieser Modifikation der Epidermis bei allen Malleoli.

Fig. 20 (vgl. Fig. 2 [Linie: Fig. 20]) ist ein Querschnitt durch den distalen Teil der Sinneszellenmasse. Einzelne Nervenfasern sind noch auf der Dorsalseite vorhanden; in der Sinneszellenmasse selbst fehlen sie. Die vorhandenen Kerne gehören hier dem Zwischengewebe an (Fig. 20 *zgk*). Die Sinneszellengruppen sind nicht mehr so stark wie früher zusammengedrängt; sie liegen locker und nehmen mehr und mehr ihre säulenförmige, im Querschnitt rundliche Gestalt an. Ventral beobachten wir Gruppen kleinerer Durchschnitte, d. h. die Fortsätze mehr basal gelegener Sinneszellengruppen. Die Zahl der Fortsätze in einer solchen Gruppe ist geringer als auf den mehr proximalen Querschnitten, was von der besprochenen Reduktion der Sinnesfasern einer Sinneszellengruppe herrührt. Die Lockerung des Gewebes erlaubt nun auch den, bisher nur an der Ventralseite verlaufenden Tracheen zwischen die Gruppen einzudringen, so daß einzelne Tracheenästchen sogar die dorsale Seite erreichen.

Distal von der Sinneszellenmasse beginnt die Region des Fächers, welche wir als Halsgegend bezeichneten, da die Fortsätze der Sinneszellengruppen auf dem Längsschnitt hier halsartig verschmälert erscheinen. Mit Beginn dieser Region beginnt die Längsfaltenbildung der Epidermis beider Fächerflächen, auf der Dorsalfläche jedoch stärker als ventral.

Ein Querschnitt durch die Halsgegend bei schwacher Vergrößerung ist in Fig. 21 (vgl. Fig. 2 [Linie: Fig. 21]) dargestellt. Man erblickt die Querschnitte von 20—30 Bündeln von Sinnesfasern (beim Männchen mehr), die in einer Reihe in einem großen Blutraum liegen. Während die Längsfalten der Epidermis beim Weibchen gewöhnlich bis zu ihren distalen Enden auf dem Querschnitt ganz gleichmäßig wellig erscheinen, zeigt das Männchen Unregelmäßigkeiten, wie ich sie auf Fig. 21 dargestellt habe. Bald senken sich die Falten in ganz verschiedener Richtung schief ein, bald sind sie pilzhutartig an ihren inneren Enden ausgebreitet. Die Abbildungen geben hiervon eine bessere Vorstellung als die Beschreibung.

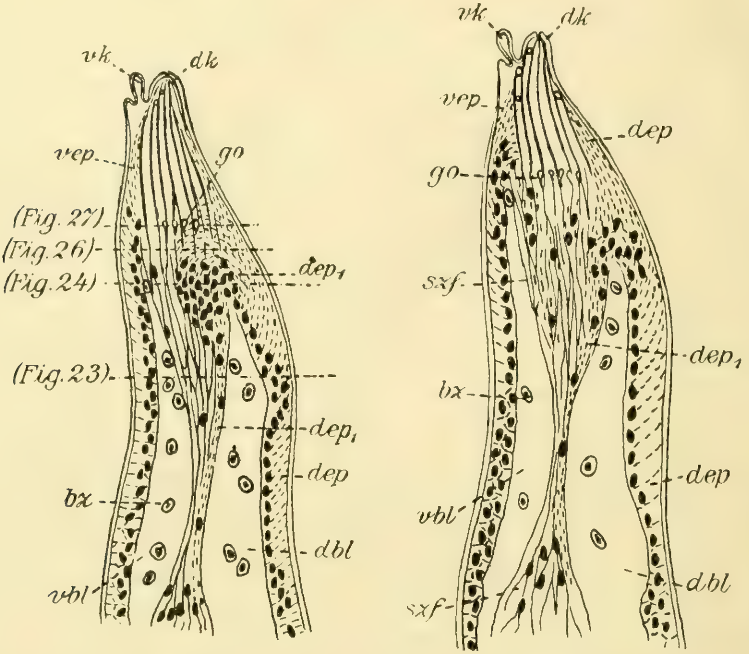
Mit Eintritt der Faltung tritt eine Veränderung der Epidermis auf. Noch in der distalen Region der Sinneszellenmasse sind die Zellen im Flächenbild ziemlich regelmäßig polygonal und senkrecht zur Fächerfläche gerichtet (Fig. 2 und 15). In der Halsregion nehmen sie allmählich eine schief nach außen und distalwärts gerichtete Stellung auf dem Längsschnitt an (Fig. 2, 3 und 14). Dabei werden sie natürlich auch länger, so daß sie schließlich langgestreckte Fasern bilden. Diese Schieflagerung, sowie die damit verbundene Streckung der Zellen nimmt distalwärts mehr und mehr zu. Gegen den peripheren Rand des Fächers erhalten wir schließlich Querschnitte der Epidermis, die anfänglich einen zweischichtigen, später sogar einen mehrschichtigen Eindruck machen (Fig. 22 und folgende Figuren, besonders ventral).

Betrachten wir einen Querschnitt durch ein Bündel der Sinnesfasern aus der Halsregion genauer, so fällt vor allem sein fast immer ovaler, selten kreisförmiger Umriß auf (Fig. 22). Plasma bemerkt man nur in der peripheren Region der Querschnitte der Fasern. Zwischen die ungleich großen polygonalen Querschnitte der Sinnesfasern schieben sich in ihren Knotenpunkten winzig kleine Tracheenästchen ein (Fig. 22 *tr*), die bei dem Zusammentritt der Fasergruppen zu den Bündeln mit in diese aufgenommen wurden. Nur wenige Tracheenstämmchen liegen den Bündeln außen an. An der Dorsalseite der Bündel findet sich eine ziemlich gleichmäßige Plasmaschicht mit Kernen, ohne deutliche Zellgrenzen. Sie ist, wie wir sehen werden, ein Rest der eingewachsenen dorsalen Epidermis; aus ihr, wie auch aus der schon früher kurz besprochenen ventralen Epidermiseinfaltung geht das erwähnte Zwischengewebe hervor, was wir noch genauer begründen werden.

Bevor wir die Sinnesfasern bis zu ihrer definitiven Endigung weiter verfolgen können, ist es notwendig, die innige Beziehung, welche sie zu den Längsfalten der beiden Epidermislagen eingehen, sowie diese Falten selbst, näher zu besprechen. Wie schon bemerkt, werden die Falten der dorsalen Epidermis distalwärts bald sehr tief, so daß sie in der Region der Schnitte Fig. 24—27 bis nahezu an die Ventralfläche des Fächers reichen. Dagegen hören die dorsalen Falten distalwärts etwas früher auf als die ventralen, wie das namentlich auf dem Längsschnitt Fig. 3, sowie den Textfig. 5—7 deutlich hervortritt. Betrachten wir nun zunächst den distalen Querschnitt Fig. 28, so sehen wir hier die ventralen Falten tiefer einspringen als die schon abgeflachten dorsalen, und bemerken deutlich, daß die beiderlei Falten alternierend ineinander greifen, wodurch das Band der Sinnesfasern (Fig. 28 *szf*) stark wellig gefaltet wird. Das Band ist hier vollständig zwischen die beiden Epidermislagen eingeschlossen, ohne offene Bluträume. Dem Querschnitt Fig. 28 entspricht auf dem Längsschnitt Fig. 3 und den Textfig. 5–7 die mit Fig. 28 bezeichnete punktierte Linie. Fig. 3 und Textfig. 8 zeigen, daß diese tiefen Einfaltungen der ventralen Epidermis nur auf eine kurze Längenausdehnung existieren. Natürlich müssen die Längsschnitte verschieden aussehen, je nachdem sie die alternierenden Dorsal- oder Ventralfalten treffen, bzw. zwischen ihnen hindurch gehen. Die Textfig. 5—8 zeigen vier solcher Längsschnitte einer Serie. Der Schnitt Textfig. 7 hat etwa die Höhe einer Ventralfalte getroffen (vep_1), geht also auf der Dorsalseite zwischen zwei Dorsalfalten durch. Schnitt Textfig. 5 dagegen geht durch eine Dorsalfalte (dep_1), weshalb auf ihm die ventrale Epidermis flach und ohne Einfaltung erscheint. Schnitt Textfig. 6 liegt zwischen Textfig. 5 und Textfig. 7. Schnitt Textfig. 8 folgt auf 7 und zeigt wieder eine ähnliche Beschaffenheit wie 6.

Verfolgt man die Querschnitte von der schon besprochenen Fig. 28 aus proximal weiter, so sieht man, daß die starke Erhebung der Ventralfalten (vep_1) sehr bald, schon auf Fig. 27, fast völlig aufgehört hat. Das ventrale Epithel (*vep*) erscheint hier nur noch ganz niedrig wellig. Die genauere Betrachtung und die Vergleichung mit den Längsschnitten ergibt jedoch, daß von der Stelle der stärksten Erhebung der

Ventralfalten aus (Fig. 28) eine Einwachsung oder eine Art Einstülpung des ventralen eingefalteten Epithels proximalwärts gegen die Fächerbasis zu stattfindet. Dieser proximal einwachsende Teil des ventralen Epithels ist auf Fig. 27 durch einen Blutraum von der ventralen Epidermis getrennt und bekleidet das tief wellig gefaltete Band der Sinnesfasern (*szf*) auf der Ventralfläche. Diese eingewachsenen Epidermiszellen sind in lange Fasern ausgezogen.

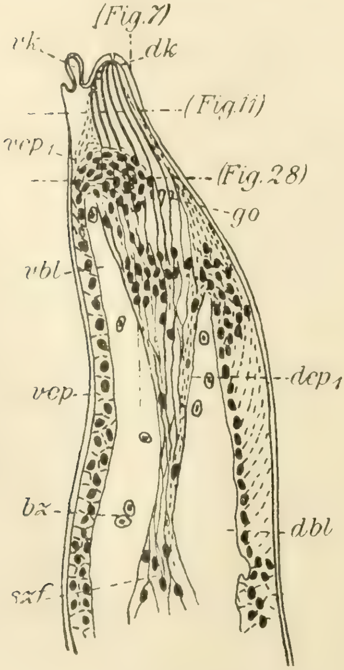


Textfig. 5. **Textfig. 6.**

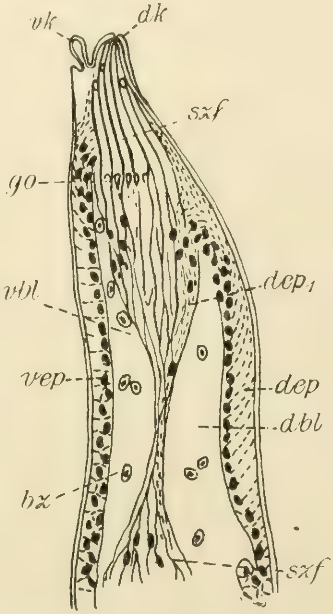
Längsschnitte durch den peripheren Fächerrand, distal der Halsgegend *h* (Fig. 2). Die Schnitte entsprechen den Linien 5, 6, 7 und 8 (Fig. 26). Die gestrichelten Linien stellen die Epidermis dar. Was die Figurenbezeichnung betrifft, so verweise ich auf die Erklärung der Abbildungen (Gemeinsame Bezeichnungen) am Schlusse der Arbeit.

Auf dem Querschnitt (Fig. 27) haben die Längsfalten der dorsalen Epidermis schon ihre bedeutendste Höhe erreicht, auf der sie sich bis zu Querschnitt Fig. 23 etwa erhalten. Die Epidermiszellen dieser Falten sind gleichfalls langfaserig ausgezogen. Die Querschnitte Fig. 24—27, sowie die Längsschnitte Fig. 3 und Textfig. 5—8 zeigen nun sehr deutlich, daß auch von diesen dorsalen Epidermisfalten proximalwärts ganz dieselbe Einwachsung faseriger Epidermiszellen ausgeht, welche schon für die Ventralfalten oben besprochen wurde. Auf

Querschnitt Fig. 24 hat sich der eingewachsene Teil der dorsalen Epidermis (*dep*$_1$) schon von der eigentlichen Epidermis (*dep*), die nur noch schwach wellig erscheint, deutlich abgesondert. Auf Querschnitt Fig. 23 erscheint, wie schon früher ventral, auch dorsal ein Blutraum zwischen dem Nervenband und der dorsalen Epidermis, so daß das Nervenband, welches nur schwache Andeutungen seiner welligen Beschaffenheit aufweist, nun frei im Blutraum liegt. Während das wellige Nervenband auf Querschnitt Fig. 24 noch dorsal und ventral von den faserigen Zellen der eingewachsenen Epidermis überkleidet ist, hört auf weiter proximalen Schnitten die eingewachsene ventrale Epidermis bald auf, während sich die dorsale proximalwärts noch weiter verfolgen läßt (Fig. 22 und 23 *dep*$_1$). Sie nimmt aber dabei schnell an Menge ab; ihre Zellen, die hauptsächlich an den Kernen zu erkennen sind, werden spärlich. Schließlich geht der Rest dieser eingewachsenen dorsalen Epidermis, wahrscheinlich jedoch auch der der ventralen, in das Zwischengewebe über, das wir oben zwischen den Gruppen der Sinneszellenmasse beschrieben haben.



Textfig. 7.



Textfig. 8.

Beschreibung derselben nebenstehend bei Textfig. 5 und 6.

Kehren wir nun wieder zum Verlauf der Sinnesfasern, der distalen Fortsätze der Sinneszellen, zurück und knüpfen hier an die Verhältnisse an, welche wir auf den Querschnitten Fig. 21 und 22, die in der sog. Halsregion des Sinnesorgans geführt sind, fanden. Die Sinnesfasern sind hier, wie beschrieben, in eine größere Anzahl einzelner Bündel gesondert, von denen es jedoch zweifelhaft erscheinen muß, ob sie in ihrer Zahl den Sinneszellengruppen genau entsprechen. Jedenfalls steht aber die Zahl dieser Faserbündel in Beziehung zu den Längsfalten der Epidermisschichten.

Querschnitte, die etwas weiter distal geführt sind, zeigen, daß die Fasern dieser Bündel sich verdicken, wodurch die Bündel stärker werden und sich schließlich miteinander zu einem gemeinsamen Band vereinigen (Fig. 23 *szf*), an dem jedoch die Einzelbündel zunächst noch durch die Reste der eingewachsenen dorsalen Epidermis angedeutet sind. Die Sinnesfasern liegen in diesem Band in etwa fünf- bis sechsfacher Schicht übereinander.

Wenig weiter distalwärts, etwa in der Höhe der dorsalen Epidermiseinwachsung (Fig. 24), finden wir dagegen, daß dies Sinnesfaserband nahezu einschichtig geworden ist, indem sich die Fasern in der Fläche des Fächers einschichtig nebeneinander gereiht haben, wobei sie jedoch an Höhe in der dorsoventralen Richtung bedeutend zunahmen. Diese Umbildung des Sinnesfaserbandes kann natürlich nur unter ansehnlicher Verdünnung, sowie Ausdehnung in der Fläche gegen die Fächerseiten, geschehen, indem die zuvor übereinander liegenden Fasern sich in eine Schicht nebeneinander schieben. Die Folge hiervon ist, daß das Sinnesfaserband sich in zahlreiche Längsfalten legen muß, zwischen welche alternierend die Längsfalten der dorsalen und ventralen eingewachsenen Epidermis eingreifen. Die Zunahme der Sinnesfasern an Höhe bewirkt, daß das Sinnesband auf dem Querschnitt (Fig. 24) senkrecht zu seiner Fläche gestrichelt erscheint. Eine ähnliche Beschaffenheit zeigt das Sinnesfaserband auch noch auf den Querschnitten Fig. 26 und 27, also etwa bis nahe zu der Einwachsung der ventralen Epidermis. Auf den Längsschnitten Fig. 2, 3 und Textfig. 5—8 scheint es, als ob das Sinnesfaserband sich in dieser Gegend zu einem spindelförmigen Endkolben bedeutend verdickt. Die geschilderten Querschnitte jedoch zeigen, daß dies keineswegs der Fall ist, daß das Band vielmehr in dieser Region relativ dünn und einschichtig ist. Seine scheinbare Verdickung auf den Längsschnitten rührt nur von seiner wellenförmigen Längsfaltung her, wie dies Fig. 24—27 klar erkennen lassen.

In der Höhe der Einwachsung der ventralen Epidermis (Fig. 28) sind, wie schon vorhin hervorgehoben, die Bluträume vollständig geschwunden, und das wellige Sinnesfaserband ist wieder mehrschichtig geworden, indem die Sinnesfasern sich von neuem übereinander geschoben haben. Dies beruht darauf, daß das Band sich in der Querrichtung verkürzt hat, indem seine Längsfalten niedriger geworden sind. Diese Erscheinung tritt übrigens auch auf Fig. 27 in ihren Anfängen hervor. Gleichzeitig werden auch die Querschnitte der Sinnesfasern wieder mehr rundlich. Das Sinnesfaserband ist nun von dieser Region ab dorsal und ventral von der Epidermis umschlossen, deren Zellen sämtlich zu Längsfasern ausgewachsen sind. Sie erscheinen daher auf den Querschnitten, je nach ihrer Verlaufsrichtung, bald als faserige Gebilde, bald als kleine rundliche Querschnitte. Dabei zeigt sich, daß die dorsale Epidermis früher an Höhe abnimmt als die ventrale (Fig. 28 und 11). Kerne der dorsalen Epidermiszellen erstrecken sich nur wenig distalwärts über die dorsale Epidermiseinwachsung hinaus (Fig. 26). Distal hiervon findet man nur Querschnitte von faserigen Epidermiszellen, deren Kerne weiter proximal liegen. Ähnlich verhält sich auch die ventrale Epidermis; auch in ihr reichen die Kerne nur bis zur ventralen Epidermiseinwachsung, darüber hinaus nur kernlose Fortsätze der Zellen.

Wir gelangen nun in die periphere Region des Fächers, wo derselbe sich in die beiden Leisten spaltet, die stärkere, bzw. dickere, dorsale Sinnesleiste, da in sie allein die Sinnesfasern sich begeben, und die schwächere ventrale. Die Sinnesleiste (Fig. 4 *dk*) ist an ihrem peripheren Rand durch die schon früher erwähnte Rinne ausgezeichnet, zu der sich die Enden der Sinnesfasern begeben. Wir wollen deshalb diese Rinne als »Sinnesrinne« bezeichnen (Fig. 4 *u*).

Die Faserzellen der beiden Epidermislagen setzen sich, das Sinnesfaserband umschließend, in die Sinnesleiste fort, wobei, wie schon bemerkt, die Epithelschicht auf der ventralen Seite dicker erscheint als auf der dorsalen (Fig. 4 *dk*). In die ventrale Leiste ließen sich Epidermiszellen nie verfolgen. Ihr Lumen erschien auf den Querschnitten vielmehr stets leer, bis auf einige unregelmäßig körnelige Bildungen (Fig. 4 *vk*). Ob dieses Verhalten das natürliche ist, läßt sich ohne Untersuchung besser konservierten, bzw. frischen Materials schwer entscheiden. Jedenfalls machen aber die Querschnitte kaum den Eindruck, als habe sich bei der Konservierung Epidermismaterial aus der Ventralleiste abgelöst und zurückgezogen.

Das Sinnesfaserband tritt in die Sinnesleiste noch deutlich wellig gefaltet ein, wie Fig. 11 zeigt, die einen Querschnitt an der Eintrittsstelle darstellt. Die Sinnesfasern liegen hier wieder in etwa vier bis sechs Schichten in der Dicke des Bandes. Die wellige Beschaffenheit des Bandes verliert sich jedoch allmählich distal und ist in der Region, wo die Sinnesfasern in ihre Endstücke übergehen, ganz geschwunden (Fig. 6 links *szf*). In ihrem Verlauf in der Sinnesleiste scheinen sich die Fasern schwach zu verdicken, um endlich mit Beginn des distalen Viertels der Leiste sich kegelförmig zuzuspitzen, indem sie die obenerwähnten Endstücke bilden (Fig. 4, 5 und 7). Diese Endstücke färben sich mit VAN GIESON-WEIGERT und BLOCHMANN als Nachfärbung (siehe Material und Methoden) viel intensiver als die eigentlichen Sinnesfasern. An ihrem Beginn findet sich in dem Plasma der Sinnesfasern regelmäßig eine Art Vacuole; distal davon zuweilen noch eine kleinere.

Auf Fig. 6, einem etwas schiefen Querschnitt durch einen Teil des peripheren Randes des Fächers, bemerkt man rechts den Querschnitt (nicht optischen) der Sinnesrinne (*u*), der zeigt, daß die dorsale Wand der Rinne eine viel dünnere äußere Cuticulalage besitzt, als die ventrale; was auch auf dem Längsschnitt (Fig. 4) hervortritt. Längs der dorsalen Cuticula der Rinne (*u*) bemerkt man zwei alternierende Reihen feinster Pünktchen, d. h. die letzten Endigungen der Endstücke der Sinnesfasern. Da der Schnitt, wie bemerkt, etwas schief verläuft, indem er nach links tiefere Regionen trifft, so kann man nach links successiv tiefere Durchschnitte durch die Endstücke der Sinnesfasern verfolgen und ganz links schließlich Querschnitte der eigentlichen Sinnesfasern. Gleichzeitig läßt sich deutlich verfolgen, daß die in vier bis fünf Schichten übereinander liegenden Sinnesfasern, indem sie in die sich distal fein verschmälernden Endspitzen übergehen, wieder Raum gewinnen, um, sich allmählich zwischeneinander schiebend, in ihrer distalen Region wieder eine einzige Schicht zu bilden, deren aufeinander folgende Elemente jedoch, wie es scheint, etwas alternierend stehen, was schon oben erwähnt wurde. Fig. 5 zeigt einen kleinen Teil eines Flächenschnittes durch den peripheren Fächerrand, der bei *u* den Boden der Sinnesrinne durchschnitten hat. Links wurden einige Endstücke in ihrem distalen Teil schief geschnitten, da sie zur Schnittfläche etwas gebogen verliefen. Man bemerkt an dieser Stelle sehr schön die alternierende Anordnung der peripheren Endstücke. In der mittleren Partie des Schnittes dagegen sind die Endstücke jedenfalls in ihrer vollen Ausdehnung zu sehen, die der oberen Region dagegen nur in ihren distalsten Enden. Es scheint daraus sicher hervorzugehen, besonders wenn man die allmählichen Übergänge au fder Figur verfolgt, daß die sehr fein auslaufenden Endstücke schließlich distal mit einer ganz schwachen knötchenartigen Anschwellung endigen.

Bevor wir die besonderen cuticularen Verhältnisse der dorsalen Sinnesleiste etwas näher besprechen, müssen wir noch auf eine sehr eigentümliche Bildung innerhalb der Sinnesfasern zurückkommen, die etwas distal von der Region der dorsalen Epidermiseinwachsungen sich findet. Wie schon früher hervorgehoben, erscheinen die Querschnitte der Sinnesfasern in ihrer ganzen Ausdehnung nahezu homogen, bzw. scheinbar wie leer. Es hängt dies wohl zum Teil mit der wenig geeigneten Alkoholkonservierung zusammen. In der oben angegebenen Region dagegen bemerkt man in den Querschnitten der Fasern rundliche Gebilde (Fig. 27 *go*), die an der Wand der Faser exzentrisch befestigt sind, und zwar stets an der dorsal gerichteten Faserwand. Auf Längs- und Flächenschnitten (Fig. 3 und 7 *go*) erkennt man, daß diese Gebilde länglich spindelförmig sind, distal zugespitzt enden, und daß dieses Distalende zart, aber deutlich längsgestreift, bzw. vielleicht auch fibrillär ist. Proximalwärts verlängern sich die eigentümlichen Gebilde etwas faserartig, doch läßt sich die Endigung bzw. der Beginn dieser Faser nicht weiter ermitteln.

Es dürfte zunächst wohl nicht möglich sein, über die Bedeutung dieser Gebilde eine bestimmte Meinung zu äußern. Sie erinnern etwas an die eigentümlichen stiftähnlichen Nervenendigungen, welche in den Tympanalorganen der Locustiden vorkommen; da jedoch die sonstigen Verhältnisse ganz unvergleichbar sind, so dürfte es sich hier nur um eine zufällige Ähnlichkeit handeln.

Wie schon früher hervorgehoben, zeigt die Cuticula der dorsalen oder Sinnesleiste eine etwas abweichende Entwicklung, wogegen die des Ventralkammes im allgemeinen dieselbe Beschaffenheit besitzt, welche wir schon oben (S. 612) für den Stiel des Fächers beschrieben; sie besteht aus den drei Lagen: der höckerigen sehr dünnen Außenlage (*a*), der anscheinend homogenen Mittellage (*b*) und der dicksten feingeschichteten Innenlage (*c*) (Fig. 10). Auch hinsichtlich ihrer Dicke weicht die Cuticula des ventralen Kammes nicht von der der ventralen Fächerfläche ab. Die Cuticula der Sinnesleiste dagegen verdickt sich ungemein stark (Fig. 4), um gegen den peripheren Rand wieder dünn zu werden. Die dorsale Cuticula der Sinnesleiste erreicht eine viel ansehnlichere Dicke als die ventrale. Betrachten wir zunächst die letztere, da sie die einfacheren Verhältnisse bewahrt. Es lassen hier sich mit Bestimmtheit nur zwei Lagen unterscheiden. Eine äußere dünne (Fig. 4 *b'*), welche die Fortsetzung der Lagen (*a*) und (*b*) bildet.

Die eigentümlich höckerige zarte Außenlage (*a*), die wir auf Fächer und Stiel fanden, ist auf dem Sinneskamm überhaupt nicht mehr deutlich zu unterscheiden; jedenfalls läßt sich hier von den Höckerchen nichts mehr erkennen. Die Hauptverdickung der Cuticula der Ventralwand der Sinnesleiste wird aber durch das Anschwellen der Innenlage (c') hervorgerufen (Fig. 4 und 6 c'). Diese Lage zeigt jedoch hier nicht mehr den einfachen Bau, den wir früher beschrieben, sondern im Gegenteil setzt sie sich aus feinen Lamellen zusammen, die, längsverlaufend, senkrecht zur Oberfläche der Sinnesleiste stehen. Auf dem Längsschnitt (Fig. 4 c'), der also in der Fläche dieser Lamellen verläuft, ist demnach von ihnen nichts deutliches zu sehen. Um so charakteristischer treten sie auf dem Querschnitt hervor (Fig. 6 c'), wo sie eine senkrechte Streifung des Durchschnittes der ventralen Cuticula hervorrufen. Die Lage b' schlägt sich auch auf die ventrale Innenseite der Rinne (*u*) um, und bildet hier einen etwas dickeren dunklen Saum auf dem Durchschnitt der Rinne (Fig. 6 b').

Auch die dickere Cuticula der Dorsalseite der Sinnesleiste läßt von der Außenlage a'' nur wenig erkennen. Dagegen entwickelt sich hier die Lage b'' samt dem dunklen Saum, der sie von der Innenlage scheidet, sehr ansehnlich und eigentümlich. Auf dem Längsschnitt (Fig. 4 b'') erscheint diese Lage relativ dunkel und verdickt. Ihre Dunkelheit beruht wesentlich darauf, daß sie von dicht gestellten, annähernd senkrecht, bis etwas schief zur Oberfläche stehenden dunklen Strichen durchsetzt wird. Das Oberflächenbild dieser Lage, wie es der randliche Querschnitt Fig. 6 (vgl. Fig. 4 [a_1a_1—b_1b_1]) zeigt, beweist jedoch, daß diese dunklen Striche Querschnitte von Lamellen sind, die annähernd parallel dem Fächerrand verlaufen und etwas schief zur Oberfläche stehen. Sowohl die dunklen Lamellen, als die sie scheidenden helleren Zwischenlamellen zeigen im Oberflächenbild sehr deutlich eine feine Querstrichelung, in welcher sich aller Wahrscheinlichkeit nach eine feine alveolare Struktur ausspricht.

Auf Fig. 6 bemerkt man an den oberflächlichen Schnittstellen der Lage b'' noch eine ähnliche tiefere und etwas blässere Lage, was anzudeuten scheint, daß diese Lage aus wenigstens zwei Schichten besteht, die sich voneinander abheben können. Die dicke Innenlage hat sich in der Dorsalwand der Leiste besonders differenziert, so daß wir zwei Lagen in ihr zu unterscheiden vermögen (c'' und d''); die innerste und stärkste von ihnen (d'') bewahrt die ursprüngliche Beschaffenheit, sie erscheint homogen, läßt auch von Schichtung nichts mehr (oder nur wenig) erkennen. Die äußere Lage c'' hat sich sehr eigentümlich umgestaltet. Sowohl im Querschnitt (Fig. 6 und 8 *c''*) wie im Längsschnitt (Fig. 4 *c''*) bietet sie ein streifig reticuläres Aussehen. Hieraus ist zu schließen, daß diese Lage aus faserigen Elementen besteht, die etwa senkrecht zur Oberfläche stehen, die sich jedoch in ihrem Verlauf nach innen vielfach baumartig zerteilen und mit den benachbarten Zweigen netzig verbinden. Es dürfte jedoch kaum zweifelhaft sein, daß es sich um eine besondere Modifikation einer ursprünglich alveolären Struktur handelt.

Beachtet man die Beziehungen der Endstücke der Sinnesfasern zu der Cuticula der Sinnesrinne, so scheint es, daß die letzten Enden dieser Endstücke in der dorsalen Wand der Sinnesrinne sich finden (Fig. 4 und 6 *u*). Es scheint ferner sicher, daß die Endspitzen in die Cuticula selbst eindringen und bis nahe unter die Oberfläche reichen. Dies geht aus der Betrachtung der Fig. 5 und 6 wohl sicher hervor. Man sieht hier unzweifelhaft, daß die oben beschriebenen feinen Lamellen der Innenlage (*c'*) der ventralen Cuticulawand der Sinnesleiste sich zwischen die distalen Enden der Endstücke schieben, was aber nur möglich ist, indem die Endspitzen in die Cuticula hineindringen. Hieraus dürfte auch hervorgehen, daß die Innenlagen der dorsalen und ventralen Wand der Sinnesleiste unter der Sinnesrinne zusammenhängen und auf diese Weise die Endspitzen der Sinnesfasern in sich aufnehmen.

Im folgenden möchte ich einige kurze Bemerkungen über den feineren Bau der Nervenfasern, ihrer Kerne, der Sinneszellenkerne usw. beifügen. Die einzelne Nervenfaser zeigt im Längsschnitt eine längsfaserig wabige, im Querschnitt eine netzig wabige Struktur. In der Achse des protoplasmatischen Wabengerüstes der Nervenfasern bemerkte ich, besonders im Längsschnitt, einen Strang von feinen dunklen Fibrillen. Die Faser zeigt in ihrem Verlauf viele Kerne. Diese sog. Neurilemmkerne sind langgestreckt und besitzen ein deutliches Gerüst mit größeren Körnchen in dessen Innern und kleinere stachelartige Körnchen an ihrer Peripherie. Die Lage dieser Kerne, d. h. ob sie in der Faser oder in deren Hülle liegen, ist schwierig festzustellen. In den meisten Fällen schien mir, daß sie sicher nicht außerhalb der Nervenfasern, in dem diese umhüllenden Zwischengewebe, der sog. Scheide, liegen, sondern in der protoplasmatischen Substanz der Nervenfaser selbst, jedoch stets oberflächlich. Es wird wohl anzunehmen sein, daß diese Kerne der Nervenfaser selbst angehören. An der Stelle, wo ein Kern auftritt, schwillt die Faser ein wenig an.

Die Sinneszellenkerne sind fast durchweg kugelig. In den Knotenpunkten ihres Gerüstwerks treten gewöhnlich drei bis vier Körnchen deutlich hervor; außerdem bemerkt man noch ein schwer sichtbares feinnetziges Gerüst, das ganz kleine Körnchen enthält.

Die Blutkörperchen zeigen bis in die Halsgegend der Sinneszellenfortsätze eine ovale Form. In der distalen Region des Fächers vergrößern sie sich etwas und runden sich dabei mehr ab. In ihrem Innern zeigen die Blutkörperchen einen kleinen dunkel gefärbten runden, mitunter etwas eckig geformten Kern.

Vergleich der Ergebnisse mit Untersuchungen an ähnlichen Organen (Hautsinnesorganen) der Arthopoden.

Vergleichen wir zum Schlusse die Ergebnisse unsrer Untersuchungen mit den seitherigen Erfahrungen über die Nervenendigungen in den Hautsinnesorganen der Arthropoden, wie sie uns etwa vom Rath (94) gibt[1], so kommen wir zu dem Schlusse, daß der nervöse Apparat in den

---

[1] O. vom Rath (94) schreibt in seiner Arbeit: »Über die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode.« S. 3. Der allen Sinneshaaren »der Crustaceen, Myriopoden, Insekten und Arachniden zugehörige nervöse Apparat, ist im Prinzip der gleiche«. Der histologische Bau dieser Hautsinnesorgane ist »abweichend von der geläufigen Anschauungsweise, wie sie zumal durch die Arbeiten von Leydig, Claus u. a. angenommen war, kurz wie folgt: Unterhalb der Basis eines jeden einer Sinnesfunktion dienenden Sinneshaares eines Arthropoden liegt in der Mehrzahl der Fälle bald in der Hypodermis selbst, bald von derselben entfernt, eine Gruppe bipolarer Sinneszellen, die mit Nervenfasern direkt in Verbindung stehen; diese Zellgruppen werden von den Autoren als Ganglion bezeichnet, da dieselben aber nichts andres als percipierende Epithelzellen sind, zog ich es vor, für sie den Namen ‚Sinneszellen‘ vorzuschlagen, ohne aber damit einen strengen physiologischen Unterschied zwischen Ganglien und Sinneszellen behaupten zu wollen.« — »Die Gruppen der Sinneszellen sind oft ei- oder birnförmig, oft auch langgestreckt oder bandförmig.« — »Nach der geläufigen Anschauungsweise soll der an die Sinneszellen (Ganglienzellen der Autoren) antretende, vom Centralorgan herkommende Nerv, das Ganglion seiner Länge nach durchsetzen und dann in das Sinneshaar eintreten.« Nach meiner Überzeugung tritt »der Nerv keineswegs durch die Gruppe der Sinneszellen hindurch«, so daß diese »wie die Beeren einer Traube den Nervenfibrillen ansitzen, der Nerv fasert sich vielmehr unterhalb der Sinneszellen auf und gibt an jede Sinneszelle eine Faser ab; am vorderen distalen Teile sah ich dann deutlich, wie die protoplasmatischen Fortsätze der einzelnen Sinneszellen sich zu einem fein streifigen Bündel, einem ‚Terminalstrang‘ zusammenlegen, welcher seinerseits in das Haar eintritt und seine streifige Natur bis zur Spitze des Haares erkennen läßt. Der Inhalt des Sinneshaares besteht demgemäß nicht aus einem Nerven, sondern aus den vereinigten Fortsätzen sensibler Epithelzellen.« — »Außer dem Terminalstrang wird das Lumen der Sinneshaare noch von Fortsätzen einiger

Malleoli der Solpugiden im allgemeinen dieselbe Bildung besitzt, die vom Rath in vielen Fällen beobachtet hat.

Die größte Abweichung zeigt sich in den distalen Ausläufern der Sinneszellen. Bei den Malleoli werden diese sehr lang und zeigen einen eigentümlichen Verlauf, der zum Teil durch ihre vorübergehende Sonderung im Bündel, zum Teil auch durch die Längsfaltenbildung der Epidermis und die dadurch hervorgerufene Faltung des Bandes der Sinneszellenausläufer (Sinnesfasern) hervorgerufen wird. Erst die distalen Endstücke ordnen sich zu den zwei alternierenden Reihen in der Sinnesrinne an. Weiterhin fehlt unsern Sinneszellengruppen eine besondere Hülle mit den flachen Kernen, wie sie vom Rath als gewöhnlich vorhanden beschreibt. Zwischen die Sinneszellengruppen schiebt sich bei den Malleoli das Zwischengewebe mit den länglichen Kernen. Das gilt besonders für die distalere Region der Sinneszellenmasse; in der mehr proximalen Gegend wird das Zwischengewebe durch die innige Zusammenpressung der Sinneszellengruppen sehr reduziert. Eine besondere Beachtung verdienen die oben genauer beschriebenen spindelförmigen, kernreichen Anschwellungen der Nervenfasern vor ihrem Eintritt in die Sinneszellen. In der verglichenen Literatur traf ich nur bei Bütschli (84) und Sazepin (84) die Schilderung ähnlicher Bildungen für die Antennalsinnesorgane der Myriopoden und Hymenopteren. Eine

---

Hypodermiszellen, den Matrixzellen des Haares, ausgefüllt. Jede Gruppe von Sinneszellen ist mit einer bindegewebigen Hülle umkleidet, die aus flachen Zellen mit abgeplatteten Kernen besteht; in gleicher Weise ist der distale Fortsatz (Terminalstrang) und der proximale (nervöse) Fortsatz von solchen flachen Zellen umgeben; es sind Neurilemmzellen. Wenn nun die Gruppen der Sinneszellen in größerer Anzahl nebeneinander liegen und eine Strecke weit von der Hypodermis und den Sinneshaaren entfernt sind, findet man zwischen den Terminalsträngen längliche, dunkel tingierte Kerne, welche langgestreckten Hypodermiszellen angehören. Diese letzteren Zellen haben einige Autoren zu der unrichtigen Auffassung von zwei hintereinander liegenden Gruppen von Ganglienzellen verführt, in Wirklichkeit findet man aber stets nur eine Gruppe von Sinneszellen, und die zwischen dieser Gruppe und den Sinneshaaren gelegenen Zellen sind nichts andres als gewöhnliche Hypodermiszellen (Stützzellen).« — »Ein direkter Zusammenhang von sensiblen Epithelzellen (Sinneszellen) mit Nervenfasern konnte somit für sämtliche Arthropoden als sicher gelten.«

S. 23 bemerkt er weiter: »Die Sinneszelle ist demnach nichts andres als eine modifizierte Hypodermiszelle, die durch Wachstum ihres proximalen Fortsatzes (bis ins Centralorgan hinein) zu einer Sinneszelle wird. Durch den distalen Fortsatz (der sich nie teilt, wie das mitunter angenommen wurde) wird der Reiz aufgenommen und durch den proximalen Fortsatz dem Centralorgan zugeleitet. Ob man nun auch den distalen Fortsatz einen nervösen nennen will, wie den proximalen, ist gleichfalls Geschmackssache.«

Abweichung von dem Verhalten der Solpugiden besteht aber bei diesen Gruppen insofern, als es sich um wohlbegrenzte Zellen handelt, die in den Verlauf der Nervenfasern eingeschaltet sind, während bei den Malleoli nur spindelförmige Anschwellungen der Nervenfasern mit zahlreichen Kernen vorliegen. vom Rath (94) leugnet bekanntlich die nervöse Natur dieser proximalen Zellgruppe oder Ganglions, indem er sie als eingewachsene, jedoch nicht mit den Nervenfasern in Beziehung tretende Hypodermiszellen anspricht (s. Anm.), aber keine plausible Funktion dieser Zellen angeben kann. Eine definitive Entscheidung dieser Frage bedarf jedenfalls erneuter Untersuchung. Was die letzten Enden der Sinneszellenfortsätze (Sinnesfasern) betrifft, so sind diese vor allem wegen der noch etwas unsicheren Art ihrer letzten Endigung nur schwer mit ähnlichen Nervenendigungen bei andern Arthropoden zu vergleichen. Die Sinnesrinne (Fig. 4 *u*) am distalen Rand der ventralen Sinnesleiste ist sicher durch eine Einsenkung der äußeren Haut entstanden; an ihrer dorsalen Wand enden die Fortsätze (Sinnesfasern), nach meiner Vermutung, die jedoch keineswegs durch sichere Beobachtungen begründet ist, etwa so, daß sie als ganz kurze nackte Zäpfchen in die Rinne etwas unter deren dorsalen Rand hineinragen. Daß die Sinnesrinne selbst distal durch eine dünne Membran abgeschlossen sein könnte, ist sehr unwahrscheinlich.

Über die Funktion der Malleoli kann ich nichts Definitives berichten. Zwei Funktionen könnten in Betracht gezogen werden; Geruchs- und Tastsinn. Welche von ihnen dem Organ zukommt, ist mit Bestimmtheit erst durch Versuche an lebenden Tieren festzustellen. Daß sie als Wollustorgane bei der Copulation funktionieren, ist von Heymons (01) bezweifelt worden.

Beim Vergleich der Malleoli mit den Kämmen der Skorpione, die neuerdings von O. Schröder (07) bearbeitet wurden, ergeben sich viele Übereinstimmungen im Bau dieser Organe mit den Malleoli. Schröder (07) unterscheidet (S. 2) an den Kämmen drei Arten von Sinnesorganen, »erstens Sinneszapfen, welche in großer Anzahl zusammengedrängt an den Enden der Kammzähne ein (ovales, flaches) Sinnesfeld bilden, zweitens Sinnesborsten, welche zerstreut auf dem ganzen Kamm vorkommen, und drittens einzellige Sinnesorgane, welche in größerer Anzahl als die Borsten auf der Oberfläche des Kammes durch ein feines Porenkanälchen münden«. Uns interessieren hier vor allem die Sinneszapfen. Diese sind kleine Zäpfchen, deren Basis papillenförmig verdickt ist. Unter dem Sinnesfeld besteht »die Hypodermis aus langgestreckten Zellen, und ist daher bedeutend höher als an der übrigen Kammoberfläche. Wie die Zellen, sind auch ihre Kerne bedeutend größer und gestreckter als sonst in der Hypodermis. Die Hauptmenge der Kerne liegt der Basalfläche der Hypodermis genähert, doch können einzelne immerhin dicht bis unter die Cuticula rücken. Unterhalb der Hypodermis und von dieser durch eine Basalmembran getrennt, findet sich eine schichtenartige Ansammlung runder, heller gefärbter Kerne«, die eine »reihenweise Anordnung zu spindelförmigen Gruppen unschwer erkennen« lassen; »von jeder dieser Gruppen zieht ein längsfaseriger Fortsatz durch die Hypodermis bis in die Sinneszapfen hinein«. SCHRÖDER (07) deutet diese runden, hellen Kerne als Sinneszellkerne. »In der gemeinsamen Plasmamasse, in welcher die Sinneszellkerne liegen, lassen sich keine Zellgrenzen unterscheiden.« — »Am distalen, also der Hypodermis zugewandten Ende jedes Sinneszellkernes findet sich jedoch eine mehr oder weniger deutlich kegelförmige Plasmapartie, die sich von ihrer Umgebung durch dunklere Färbung, die wohl durch größere Dichtigkeit bedingt ist, scharf abhebt. Dieser Kegel läuft in einen feinen Fortsatz aus, der zusammen mit den Fortsätzen der übrigen Sinneszellen der gleichen Gruppe einen mäßig dicken Strang bildet, der die Basalmembran der Hypodermis durchdringt.« — »In der basalen, vorzugsweise von Kernen eingenommenen Region der Hypodermis bleibt dieser Strang verhältnismäßig dünn, distalwärts erweitert er sich allmählich, um sich gegen die Papille des Sinneszapfens zu wieder zuzuspitzen.« — »Die Innervierung der Sinneszellen erfolgt durch einen in den Kammzahn eintretenden Nervenast, der sich unterhalb der Schicht der Kerne auffasert, so daß jede Sinneszellengruppe von einem Nervenzweig erreicht wird.« Der Zusammenhang der Nervenfasern mit den Sinneszellen wird durch das Fehlen sichtbarer Zellgrenzen innerhalb der Spindelgruppe sehr undeutlich. Unterhalb der Sinneszellgruppen liegt »wiederum eine Schicht etwas dunklerer und kleinerer Kerne«. Es scheint nun, »daß zu der Sinneszellgruppe jedes Endorgans eine Anzahl der kleineren Kerne gehört«. Daß diese Kerne zu dem nervösen Apparat gehören, ist sehr wahrscheinlich, da sie mit den Kernen der Nervenfasern nahe übereinstimmen und Übergänge zu ihnen zeigen. »Der Zwischenraum zwischen dem Nerven und der Hypodermis wird hier von großen Zellen eingenommen, die unter spitzem Winkel dem Nerven zustreben und sich teilweise auch an der Auffaserungsstelle (des Nerven) zwischen die einzelnen Nervenfasern einschieben.« — »Diese Zellen sind ihrem Aussehen und ihrer Lage nach ohne Zweifel identisch mit den bei ähnlichen Sinnesorganen andrer Arthropoden auch fast regelmäßig beschriebenen sogenannten Begleitzellen, deren Bedeutung noch unbekannt ist.«

Die allgemeine Übereinstimmung der Sinnesorgane der Kämme mit denen der Malleoli zeigt sich, wie aus obigem ersichtlich, vor allem in dem Vorhandensein eines starken Nerven, der in beiden Fällen das Organ durchzieht und mit seinen einzelnen Fasern je eine Gruppe von Sinneszellen innerviert, die ihrerseits, distal, ein Bündel Sinnesfasern entsprechend der Zahl der Sinneszellen bis in das Sinnesfeld (bzw. Sinnesrinne) aussenden. Der Übergang der Nervenfasern in die Sinneszellen ist bei beiden Organen schwer zu erkennen. Der wesentliche Unterschied, der durch die Reduktion der Cuticularzapfen der Sinneszellgruppen bei dem Malleolus gegeben ist, fällt im ganzen wenig ins Gewicht. Im einzelnen erinnert besonders die Struktur der Hypodermis am distalen Ende der Sinneszapfen und das Auftreten der kleineren runden Kerne an der Basis der Sinneszellgruppe an die Bauverhältnisse der Endorgane des Malleolus. Bei beiden Organen besteht die Hypodermis unter dem Sinnesfeld, bzw. der Sinnesrinne, aus langgestreckten Zellen, deren Kerne der Basalfläche der Hypodermis genähert sind, d. h. in dem Malleolus auf der Höhe der Einwachsungsstellen der beiden Epidermislagen zurückbleiben. Die einzelnen Zellen der Hypodermis sind bis an den distalen Rand der Sinneszäpfchen (Sinnesrinne) zu verfolgen. Was die kleineren runden Kerne unterhalb der Sinneszellengruppe des Sinneszapfens betrifft, so halte ich ihre Homologie mit den Kernen der spindelig angeschwollenen Teile der Nervenfaser an der Basis der Sinneszellgruppe der Malleoli für sehr wahrscheinlich. Im Malleolus sowohl als in den Kämmen stimmen diese Kerne sehr überein mit den Kernen der Nervenfasern und zeigen deutliche Übergänge von der langgestreckten Form, die sie in der Faser besitzen, zu den rundlichen, die sie unterhalb der Sinneszellengruppen annehmen. Daß diese kleinen runden Kerne in den Malleoli in einer deutlich abgegrenzten spindeligen Anschwellung der Nervenfaser auftreten, während sie in den Endorganen der Skorpione nur eine basale Partie der Sinneszellengruppe bilden, ist sicherlich von untergeordneter Bedeutung. Von Begleitzellen, wie sie Schröder (07) mit vielen andern Autoren, welche die Sinnesorgane der Arthropoden untersuchten, beobachtete, konnte ich in den Malleoli nichts finden, wenn man nicht die eingewachsene Partie der beiden Hypodermislagen in diesem Sinne deuten will.

Überschauen wir die Bauverhältnisse der geschilderten Sinnesorgane der Malleoli, so scheint mir eine Vermutung über ihre wahrscheinliche Entstehung ziemlich naheliegend. Wir sehen, daß die

Sinneszellenmasse aus Gruppen von Sinneszellen besteht, von denen jede ihre Sinnesfasern als ein gemeinsames Bündel peripher gegen den Fächerrand entsendet. Erst weiter distal tritt eine Vereinigung dieser Bündel zu einem gemeinsamen Band von Sinnesfasern ein. Durch die Längsfalten und die damit zusammenhängende Einwachsung der dorsalen und ventralen Epidermis wird immerhin noch eine Art Zerlegung dieses Fasernbandes in Gruppen angedeutet, wie dies namentlich auch auf Flächenschnitten sehr deutlich hervortritt (Fig. 7). Erst ganz peripher, unter der Sinnesrinne, gelangen endlich die letzten Enden der Sinnesfasern zu der alternierend einreihigen Anordnung, die oben geschildert wurde. Aus diesen Verhältnissen scheint hervorzugehen, daß der eigentümliche Bau des Sinnesapparates der Malleoli sich phylogenetisch aus einem früheren Zustand entwickelt hat, bei welchem längs des Fächerrandes eine oder eventuell auch mehrere Reihen gesonderter Endorgane sich fanden, etwa ähnlich wie noch heute auf den erwähnten Kammzähnen der Skorpionkämme eine Menge gesonderter solcher Endorgane stehen. Der jetzige Bau der Malleoli dürfte daher vermutlich durch eine allmähliche Vereinigung der peripheren Endorgane zu einer gemeinsamen Sinnesrinne, unter Reduktion der wahrscheinlich ursprünglich auch nicht ganz fehlenden cuticularen Sinneszäpfchen der Einzelorgane, entstanden sein. Im Bereich der eigentlichen Sinneszellen dagegen hat sich die ursprüngliche Sonderung in Einzelorgane noch deutlich erhalten. Die eigentümlichen Längsfaltungs- und Einwachsungsverhältnisse der beiden Epidermisschichten des Fächers lassen sich vielleicht ebenfalls mit der ursprünglichen Sonderung des Sinnesorgans in Einzelorgane in Zusammenhang bringen.

Die Anregung zu vorliegender Arbeit gab mir Herr Prof. Dr. O. Bütschli. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer für das Interesse und die außerordentlich liebenswürdige Unterstützung, die er meinen Untersuchungen zuteil werden ließ, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Ebenso ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. A. Schuberg meinen verbindlichsten Dank abzustatten, vor allem für seine technischen Anweisungen. Fernerhin bin ich noch Herrn Dr. E. Zugmeyer für die liebenswürdige Beschaffung von Material, Herrn Dr. O. Schröder für freundlichst mir überlassene Literatur zu großem Dank verpflichtet.

Heidelberg, im Juli 1908.

Literaturverzeichnis.

92. N. v. Adelung, Beiträge zur Kenntnis des tibialen Gehörapparates der Locustiden. Diese Zeitschr. Bd. LIV. 1892.

96. H. M. Bernard, The comparative morphology of the Galeodidae. The transactions of the Linnean society of London. Zoology. 2. Serie. Vol. VI. 1894—97.

97. — Galeodidae. Science Progress. London 1897. (Abstr. Journal of the royal microscopical society. 1897.)

91. 92. Ph. Bertkau, Über Sinnesorgane in den Tastern und den ersten Beinpaaren der Solpugiden. Zool. Anzeiger. Bd. XV. 1892.

84. O. Bütschli, Über die nervösen Endorgane an den Fühlern der Chilognathen und ihre Beziehungen zu denen gewisser Insekten. Biol. Centralbl. Bd. IV. 1885.

98. — Untersuchungen über die feinere Struktur des Chitinpanzers von Astacus fluviatilis in: Untersuchungen über Strukturen. Leipzig, 1898.

94. C. Claus, Bemerkungen über die Nervenendigungen in den Hautsinnesorganen der Arthropoden, insbesondere der Crustaceen. Zool. Anz. Bd. XVII. 1894.

62. M. L. Dufour, Anatomie, physiologie et histoire naturelle des Galéodes. Mémoires présentés par divers savants à l'académie royale des Sciences de l'institut impérial de France. Paris. T. XVII. 1862.

92. P. Gaubert, Recherches sur les organes de sens et sur les systèmes tégumentaire, glandulaire et musculaire des appendices des Arachnides. Annales des sciences naturelles. Zoologie. (7). T. XIII. 1892.

91. — Sur un nouvel organe de sens et sur les raquettes coxales des Galéodes. Bulletin de la société zoologique de France. Vol. XVI. 1891.

89. — Note sur la structure anatomique du peigne des Scorpions et des raquettes coxales des Galéodes. Bull. Soc. Philom. Paris. (8) T. II. 1889.

*29—44. F. E. Guérin-Méneville, Iconographie du règne animal de G. Cuvier, ou représentation d'après nature de l'une des espéces les plus remarquables et souvent non encore figurées de chaque genre d'animaux, pouvant servir d'atlas à tous les traités de zoologie. 7. Vols. avec 450 pl. cont. 6200 fig. col. Vol. VI. Annélides, Custracés et Arachnides. Paris 1829—44. J. B. Baillière.

*84. A. W. M. van Hasselt, Studiën over de Galeodiden of Solpugiden en hunne protaanhangsels in Tijdschr. Ent. 27. Deel. T. 6. 1884.

01. R. Heymons, Biologische Beobachtungen an asiatischen Solifugen nebst Beiträgen zur Systematik derselben. Anh. Abhandlg. der Berliner Akad. d. Wiss. 1901.

01. K. Kraepelin, Palpigradi und Solifugae. Das Tierreich. (118 Abb.) 12. Liefg. Berlin, R. Friedländer & Sohn, 1901.

83. — Über die Geruchsorgane der Gliedertiere. Eine historisch-kritische Studie bis 1882. Hamburg 1883. Prog. 657.

*31. P. A. Latreille, Cours d'entomologie, ou de l'histoire naturelle des Crustacés, des Arachnides, des Myriapodes et des Insectes. Avec Atlas composé de 24 pl. in-8. Paris, 1831. Roret.

60. F. Leydig, Über Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten. Müllers Archiv f. Anat., Physiol. und wiss. Medicin. 1860.

86. — Die Hautsinnesorgane der Arthropoden. Zool. Anz. Bd. IX. 1886.

04. M. Nowikoff, Untersuchungen über den Bau der Limnadia lenticularis L. Diese Zeitschr. Bd. LXXVII. 1905.

86. O. vom Rath, Die Sinnesorgane der Antenne und der Unterlippe der Chilognathen. Arch. f. micr. Anat. Bd. XXVII. 1886.

88. — Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XLVI. 1888. Vorl. Mittlg. Zool. Anz. Bd. XV. 1892.

91. — Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen. Zool. Anz. Bd. XIV. 1891.

92. — Über die von C. Claus beschriebene Nervenendigung in den Sinneshaaren der Crustaceen. Zool. Anz. Bd. XV. 1892.

94. — Über die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode. Berichte der naturf. Gesellschaft zu Freiburg. Bd. IX. 1895.

96. — Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.

84. B. Sazepin, Über den histologischen Bau und die Verteilung der nervösen Endorgane auf den Fühlern der Myriapoden. Mémoires de l'académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII. Série. T. XXXII. 1884.

07. O. Schröder, Die Sinnesorgane der Skorpionskämme. Diese Zeitschr. Bd. XC. 1908.

Die mit * versehenen Arbeiten konnte ich nicht erhalten.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

ab, niedere Querleiste an der ventralen Fächerfläche kurz unterhalb (proximal) des ventralen Kammes (Leiste) *vk*;
bl, Blutraum;
bm, Basalmembran;
bz, Blutzelle;
**cu*, Cuticula;
cuh, Cuticulahärchen;
dbl, dorsaler Blutraum;
dep, dorsale Epidermis;
dep_1, dorsale, eingefaltete Epidermis;
dk, dorsaler Kamm (Leiste);
ep, Epidermis;
ep_1, eingefaltete Epidermis;
f, Längsfalte (bzw. -falten) auf der hinteren (ventralen) Seite des Stieles;
f_1, Querfalte vorn (dorsal) am Übergang vom Stiel zum Fächer;
go, eigentümliche stift-(knospen-)artige Organe in den Sinneszellfortsätzen (Sinnesfasern) *szf*;
h, Halsgegend der Sinneszellfortsätze (Sinnesfasern) *szf*;
k, Leiste;
n, Nerv;

nf, Nervenfaser;
spf, spindelig angeschwollene Nervenfaser;
sz, Sinneszelle;
szg, Sinneszellengruppe;
szk, Sinneszellenkern;
tr, Trachee;
u, Sinnesrinne am distalen Rand der Dorsal-(Sinnes-)leiste *dk*;
vbl, ventraler Blutraum;
vep, ventrale Epidermis;
vep_1, ventrale, eingefaltete Epidermis;
vk, ventraler Kamm (Leiste);
z, Zapfen;
zgk, Zwischengewebskerne.

* Die einzelnen Lagen der Cuticula und deren eigentümliche Modifikationen in der dorsalen (Sinnes-) Leiste werden bei Fig. 4 und 9 erwähnt.

Sämtliche Figuren, mit Ausnahme der Textfig. 1, 2 und 3, sind mit Hilfe der Oberhäuserschen Camera entworfen worden.

Tafel XXVII.

Fig. 1. Totalansicht eines weiblichen Malleolus von der Ventral- (Zapfen-) Seite des Fächers gesehen. Die Abbildung zeigt deutlich die äußeren cuticularen Verhältnisse, besonders am Stiel und an der Übergangsstelle vom Stiel zum Fächer (f u. f_1). Auch die inneren Bauverhältnisse des Organs: den Nerven (*n*) und seine fächerartige Ausbreitung im Fächer, die Sinneszellengruppen (*szg*), die Epidermis, besonders die alternierend ineinander greifenden Längsfalten (*ep*) und ihre einwachsenden Zellpartien (ep_1), die Tracheen (*tr*) usw. Färbung mit Boraxkarmin, aufgehellt in Cedernöl. Vergr. 25.

Fig. 2. Etwa mittlerer Längsschnitt durch ein männliches Organ. Die Abbildung ist in ihren einzelnen Partien (Fächer, Stiel) kombiniert aus Schnitten von drei verschiedenen männlichen Malleoli. Die in Textfig. 2 dargestellte, dem Männchen typische, mittlere Hervorwölbung der ventralen Fächerfläche in der proximalen Hälfte ist hier absichtlich weggelassen. Verlauf des Nerven (*n*) zu den Sinneszellen(gruppen) (*sz*), der Sinneszellfortsätze (Sinnesfasern) (*szf*) über die Halsgegend (*h*) hinaus zum distalen Fächerrand. Epidermis (*ep*), ihre merkwürdige Modifikation auf der Ventralseite des Fächers über der Sinnesmasse (*sz*) und ihre Einwachsungen (ep_1); Bluträume (*bl*), Tracheen (*tr*) usw. * stellt die drüsig angeschwollene Partie der ventralen Epidermis (*vep*) dar, dieselbe Stelle, an der in der Innenlage (*c*) der Cuticula sich die kanälchenartigen Bildungen vorfinden. Van Gieson-Weigert-Blochmann. Vergr. 50.

Fig. 3. Längsschnitt durch die periphere Region des Fächers eines männlichen Malleolus, distal von der Halsgegend (*h*) (vgl. Fig. 2). Beide Epidermislagen (*dep* und *vep*) richten ihre Zellen mehr und mehr distalwärts, strecken sich dabei stark in die Länge. Ventral eingefaltete Epidermis (vep_1), die fast hohl erscheinenden gewundenen Sinneszellfortsätze (Sinnesfasern) (*szf*) mit dem eigentümlichen knospenartigen Organen (*go*) in ihrem Innern. Van Gieson-Weigert-Blochmann. Vergr. 320.

Fig. 4. Längsschnitt durch die beiden Leisten am peripheren Fächerrande eines weiblichen Organs. Die eigentümlichen cuticularen Verhältnisse, besonders an der Dorsalseite der Sinnesleiste (*dk*); die Sinneszellfortsätze (Sinnesfasern) (*szf*), ihre vacuolären Endstücke und deren Endigungsweise an der Dorsalwand der Sinnesrinne (*u*) des Dorsalkammes (*dk*); ventrale Einstülpung der Epidermis (*vep*); *a'*, Außen-, *b'*, Mittel- und *c'*, Innenlage der Cuticula an der ventralen Seite

der Sinnesleiste (*dk*); a'', Außen-, b'', Mittel- und c'', d'', Innenlage der Cuticula an der dorsalen Seite der Sinnesleiste (*dk*). VAN GIESON-WEIGERT-BLOCHMANN. Obj. 2 mm. Oc. 12. Vergr. 1500.

Fig. 5. Flächenschnitt aus der Gegend der Endigungen der Sinneszellfortsätze (Sinnesfasern) (*szf*) im dorsalen (Sinnes-) Kamm (*dk*) eines weiblichen Malleolus. Der Schnitt ist absichtlich nicht genau median durch die Sinnesrinne (*u*) geführt. Er trifft (von links nach rechts) zuerst die Ventralseite der Sinnesleiste (*dk*), dann die Sinnesrinne (*u*) und schließlich die Dorsalseite der Sinnesleiste (Leiste *dk*) (vgl. Fig. 4 Linien: $a_2—b_2$). Die eigentümlich gestaltete Cuticula der dorsalen (Sinnes-) Leiste (*dk*). Die vacuolären Endstücke der Sinneszellfortsätze (Sinnesfasern) (*szf*) und ihre alternierende Endigungsweise an der Dorsalwand der Sinnesrinne (*u*) zwischen den unter der Sinnesrinne (*u*) übergreifenden Lamellen der Lage (c') der ventralen Seite des Sinneskammes (*dk*). (a', b', c' und a'', b'', c'' und d'' siehe Fig. 4.) VAN GIESON-WEIGERT-BLOCHMANN. Obj. 2 mm. Oc. 12. Vergr. 1500.

Fig. 6. Querschnitt aus der Gegend der Endigungen der Sinneszellfortsätze (Sinnesfasern) (*szf*) im dorsalen (Sinnes-) Kamm (*dk*) eines weiblichen Organs. Der Schnitt verläuft unter schwach zur Sinnesrinne (*u*) geneigtem Winkel von dem distalen Rand der Sinnesrinne (*u*), durch diese hindurch bis kurz unter die Basis der Sinnesrinne (*u*); (vgl. Fig. 4 Linien: $a_1a_1—b_1b_1$). Die eigentümlich modifizierte Cuticula der dorsalen (Sinnes-) Leiste (*dk*); die Sinneszellfortsätze (Sinnesfasern) (*szf*), die allmähliche Veränderung ihrer Endstücke in Form und Stellung bis zu ihrer alternierenden Endigungsweise an der Dorsalwand der Sinnesrinne (*u*) zwischen den unter der Sinnesrinne (*u*) übergreifenden Lamellen der Lage (c') der ventralen Seite des Sinneskammes (*dk*). (a', b', c' und a'', b'', c'' und d'' siehe Fig. 4.) VAN GIESON-WEIGERT-BLOCHMANN. Obj. 2 mm. Oc. 12. Vergr. 1500.

Fig. 7. Etwa mittlerer Flächenschnitt aus der distalen Region des Fächers eines weiblichen Malleolus. Die Schnittrichtung ist angegeben in Textfig. 7 (Fig. 7). *dep*, Zellen der dorsalen Epidermis, die sich distal zu dem peripheren Rande des Sinneskammes (*dk*) erstrecken; dep_1 und vep_1, proximalgerichtete Zellen der dorsalen und ventralen eingefalteten Epidermis in ihrer alternierenden Stellung; *go*, die eigentümlichen knospenartigen Organe in den Sinneszellfortsätzen (Sinnesfasern) (*szf*). VAN GIESON-WEIGERT-BLOCHMANN. Vergr. 320.

Fig. 8. Stark vergrößerte Partie der Lage (c'') der Fig. 6 der dorsalen Seite des Sinneskammes (*dk*). VAN GIESON-WEIGERT-BLOCHMANN. Obj. 2 mm. Oc. 12. Vergr. 1500.

Fig. 9. Querschnitt durch die Cuticula. *a*, Außen-, *b*, Mittel- und *c*, Innenlage. *cuh*, Cuticulare, distal gerichtete, nicht sensible Härchen an der dorsalen Fächerfläche. VAN GIESON-WEIGERT-BLOCHMANN. Obj. 2 mm. Oc. 12. Vergr. 1500.

Fig. 10. Querschnitt durch die Cuticula (wie Fig. 9). VAN GIESON-WEIGERT-BLOCHMANN. Obj. 2 mm. Oc. 12. Vergr. 1500.

Fig. 11. Teil eines Querschnittes durch den Fächer eines weiblichen Organs. Der Schnitt ist ein wenig proximal von den beiden distalen Leisten (*dk* und *vk*) des Fächerrandes geführt (vgl. Textfig. 7 und Fig. 2 und 3 Linie: Fig. 11). Das geschlängelte Sinnesfaserband (*szf*); *dep* und *vep*, die rundlichen Querschnitte der distal, dem peripheren Fächerrande zugewendeten dorsalen und ventralen Epidermiszellen; a'', b'', c'' und d'', Beginn der eigentümlichen Umgestaltung der

Cuticula an der dorsalen Fächerfläche. Van Gieson-Weigert-Blochmann. Vergr. 320.

Fig. 12. Querschnitt durch zwei bis drei Sinneszellengruppen aus dem proximalen Teil der Sinneszellenmasse eines männlichen Malleolus (vgl. Taf. XXVII, Fig. 19). Gewöhnliche (*nf*) und spindelförmig angeschwollene Nervenfasern (*spf*) umgeben die Zellgruppen in nahezu geschlossenem Ringe. In der Mitte der Figur zwei Zwischengewebskerne (*zgk*), wodurch festgestellt ist, daß wir es in der Abbildung mit zwei, bzw. drei Sinneszellengruppen zu tun haben. Van Gieson-Weigert-Blochmann. Vergr. 175.

Fig. 13. Längsschnitt durch eine Sinneszellengruppe eines männlichen Malleolus mit vier auf verschiedener dorsoventraler Höhe getroffenen Sinneszellen (*α*, *β*, *γ*, *δ*), deren Ausläufer (Sinnesfasern) (*szf*). Spindelig angeschwollene Nervenfaser umfaßt die basal (unten) gelegene Sinneszelle *α* der Gruppe. Van Gieson-Weigert-Blochmann. Vergr. 175.

Fig. 14. Flächenschnitt der Epidermis (*ep*) kurz vor deren Einwachsungsstelle von einem männlichen Organ. Van Gieson-Weigert-Blochmann. Obj. 2 mm. Oc. 4. Vergr. 500.

Fig. 15. Flächenschnitt der dorsalen Epidermis auf der Höhe der Sinneszellenmasse eines männlichen Malleolus. Van Gieson-Weigert-Blochmann. Obj. 2 mm. Oc. 4. Vergr. 500.

Tafel XXVIII.

Fig. 16. Querschnitt aus der Mitte des Stieles eines männlichen Malleolus. *n*, das wenig hohe exaxial gelegene Band des Nerven mit den seiner Hinterseite (ventral) dicht anliegenden Tracheen (*tr*); *dbl* und *vbl*, die ungleich großen Bluträume; *ep*, die niedere Epidermis; *f*, Längsfalten der Cuticula auf der hinteren (ventralen) Seite des Stieles; *bz*, Blutkörperchen, die auch zwischen die einzelnen Fasern des Nerven eingestreut sind, usw. Van Gieson-Weigert-Blochmann. Vergr. 75.

Fig. 17. Querschnitt durch den Stiel eines männlichen Organs auf der Höhe der Zapfen (*z*) (vgl. Fig. 2 Linie: Fig. 17). Nerv (*n*) liegt der vorderen (dorsalen) Stielseite dicht an. Tracheen (*tr*) haben sich gegen Fig. 16 stark vermehrt. Lage (*c*) der Cuticula, besonders in den Zapfen (*z*) und den seitlichen Rändern des Stieles stark verdickt; *f*, ventrale Einbuchtung zwischen den Zapfen (vgl. Fig. 1 *z*). Van Gieson-Weigert-Blochmann. Vergr. 75.

Fig. 18. Teil eines Querschnittes durch den Fächer kurz unterhalb (proximal) der Sinneszellen von einem weiblichen Malleolus (vgl. Fig. 2 Linie: Fig. 18). Nervenfasern in gewöhnlicher (*nf*) und spindelig angeschwollener Form (*spf*) im Durchschnitt. Van Gieson-Weigert-Blochmann. Vergr. 320.

Fig. 19. Teil eines Querschnittes aus der basalen (proximalen) Partie der Sinneszellen von einem weiblichen Organ (vgl. Fig. 2 Linie: Fig. 19). Nervenfasern (*nf*) durchlaufen, dorsal kommend, in unregelmäßigen Zügen die Sinneszellgruppen; unter sie verteilen sich Zwischengewebskerne (*zgk*). Van Gieson-Weigert-Blochmann. Vergr. 220.

Fig. 20. Teil eines Querschnittes aus der oberen (distalen) Partie der Sinneszellen von einem weiblichen Malleolus (vgl. Fig. 2 Linie: Fig. 20). Ventral kleinere, in der Anzahl ihrer Fortsätze verringerte Gruppen von Sinnesfasern (*szf*); *vep*, eigentümlich modifizierte ventrale Epidermis; *dep*, Beginn der Längsfaltung

der dorsalen Epidermis; *tr*, Tracheen, die auch zwischen Sinneszellengruppen (*szg*) einwandern. Van Gieson-Weigert-Blochmann. Vergr. 220.

Fig. 21. Querschnitt durch den Fächer in der sog. Halsgegend der Sinneszellfortsätze (Sinnesfasern) (*szf*) von einem weiblichen Malleolus (vgl. Fig. 2 Linie: Fig. 21). Die Zahl der Sinnesfasernbündel (*szf*) und der Falten der dorsalen und ventralen Epidermis (*dep* und *vep*) entspricht dem weiblichen Malleolus, doch tritt die eigentümliche Umgestaltung der letzteren, wie sie die Abbildung zeigt, sonst nur beim Männchen auf. Van Gieson-Weigert-Blochmann. Vergr. 50.

Fig. 22. Vergrößerter Teil des Querschnittes von Fig. 21. Sinnesfasernbündel (*szf*) mit Tracheen (*tr*) in seinem Innern. Längsfaltung der dorsalen und ventralen Epidermis (*dep* und *vep*); dep_1, Rest der dorsalen eingefalteten Epidermis. Van Gieson-Weigert-Blochmann. Vergr. 400.

Fig. 23. Teil eines Querschnittes distal der Halsgegend (*h* Fig. 2) eines weiblichen Organs (vgl. Textfig. 5 und Fig. 2 Linie: Fig. 23). Ein einheitliches Band von Sinneszellfortsätzen (Sinnesfasern) (*szf*). In der dorsalen eingewachsenen Epidermis (dep_1) sind die Einwachsungsstellen bei (*e*) noch angedeutet; vep_1, Kerne der ventralen eingewachsenen Epidermis. Van Gieson-Weigert-Blochmann. Vergr. 400.

Fig. 24. Teil eines Querschnittes kurz unterhalb (proximal) der dorsalen Einwachsung der Epidermis von einem weiblichen Malleolus (vgl. Textfig. 5 und Fig. 2 Linie: Fig. 24). Dorsale Epidermis (*dep*) und ihre eingewachsenen Zellen (dep_1) sind deutlich getrennt; vep_1, ventrale Epidermis tritt am ventralen Rand des Sinnesfasernbandes in kontinuierlicher Schicht auf (dorsaler Blutraum ist verdrängt); *szf*, die einreihige Stelle der Sinneszellfortsätze (Sinnesfasern). Die scheinbare Mehrschichtigkeit der dorsalen wie ventralen Epidermis (*dep* und *vep*). Van Gieson-Weigert-Blochmann. Vergr. 300.

Fig. 25. Teil des vorherigen Querschnittes von Fig. 24. dep_1, Zellen der dorsalen eingefalteten Epidermis schieben sich zwischen die Sinneszellfortsätze (Sinnesfasern) (*szf*). Van Gieson-Weigert-Blochmann. Vergr. 300.

Fig. 26. Teil eines Querschnittes durch die dorsale Epidermiseinwachsung von einem weiblichen Organ (vgl. Textfig. 5 Linie: Fig. 26). dep_1, die ausgezogenen Zellen der einfallenden dorsalen Epidermis; 5, 6, 7 und 8 geben die Schnittrichtungen der Textfig. 5, 6, 7 und 8 an. Van Gieson-Weigert-Blochmann. Vergr. 300.

Fig. 27. Teil eines Querschnittes distal der dorsalen Epidermiseinwachsung von einem weiblichen Malleolus (vgl. Textfig. 5 Linie: Fig. 27). dep_1, die dorsal eingefaltete Epidermis ist noch in Spuren zu sehen; *go*, die eigentümlichen knospenartigen Organe innerhalb der Sinneszellenfortsätze (Sinnesfasern) (*szf*) und die mehrschichtige Lagerung der letzteren übereinander. Van Gieson-Weigert-Blochmann. Vergr. 300.

Fig. 28. Teil eines Querschnittes durch die dorsale Epidermiseinwachsung von einem weiblichen Malleolus (vgl. Textfig. 5 Linie: Fig. 28). *szf*, das geschlängelte Sinnesfasernband; *dep* und *vep*, Querschnitte von distal dem peripheren Fächerrand zugewendeten Epidermiszellen; *vbl*, ventraler Blutraum verdrängt. Van Gieson-Weigert-Blochmann. Vergr. 300.

Wie gelangt das Ei der Plagiostomen in den Eileiter?

Ein Beitrag zur Kenntnis des Venensystems von Scyllium canicula.

Von

Dr. Victor Widakowich,

Assistent am embryologischen Institut der Wiener Universität.

Mit Tafel XXIX und 2 Figuren im Text.

Zu den vielen Rätseln, die die Funktion anatomisch und histologisch anscheinend gut bekannter Organe betreffen, gehört auch das Verhalten der Tuben der Selachier gegenüber dem Ei. Bekanntlich besteht zwischen dem Durchmesser des Ostium abdominale tubarum und der Tube selbst einerseits, und der Größe der Eier anderseits ein Mißverhältnis, das das Faktum der Eiaufnahme geheimnisvoll und rätselhaft erscheinen läßt. Wie schwierig die Überwanderung des enormen Eies in den dünnen, faltigen Eileiter zu verstehen ist, zeigt nach Braus[1] am klarsten *Centrophorus*. Das Ovarialei dieses Selachiers wird 101 : 76 mm dick, das Lumen des für beide Tuben gemeinsamen Ostium abdominale mißt aber nur 25 mm, wenn man es ganz in die Breite zieht; die rechte Tube sogar nur 20 mm im größten Durchmesser. »Es muß«, meint Braus, »also irgend eine Einrichtung bestehen, um dieses Mißverhältnis durch Dilatation des Ostiums oder durch Umgehung desselben zu beseitigen. Zu letzterem Zweck könnte vielleicht die Verlötung des Ovariums mit dem uterinen Abschnitt der rechten Tube dienen.« Dieser letzte Passus rechnet also offenbar mit der Möglichkeit, daß unter Ausschaltung der Eileiter der Eieintritt direkt in das Uteruslumen erfolgen könnte. In der Tat scheint das Faktum der Eiaufnahme in die Eileiter so wunderbar, daß sogar einer derartigen Annahme a priori kaum widersprochen werden kann.

Auch andre Autoren haben sich über die Schwierigkeit, den Prozeß der Eiaufnahme mechanisch zu erklären, ausgesprochen. So spricht

---

[1] H. Braus, Zur Entwicklungsgeschichte niederer Haie. Sitzungsber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wissensch. LII. 1906.

z. B. Joseph[1] anläßlich der Beschreibung eines schwer zu deutenden Doppeleies von *Scyllium canicula*, das zwei verschieden alte Embryonen enthielt, über die »geheimnisvollen Vorgänge der Ovulation, des Eitransportes durch das Abdomen und die Aufnahme in die Tuben«. Auch bei *Scyllium canicula*, bei dem keine Verlötung von Ovarium und Uterus vorhanden ist, besteht ein beträchtliches Mißverhältnis zwischen dem Durchmesser der Eileiter und der Größe des reifen Ovarialeies. Der Durchmesser der Eileiter beträgt etwa 2 mm, die Eier aber sind 17—19 mm dick. Die Weite des Ostium abdominale tubarum beträgt von links nach rechts etwa 6 mm, von oben nach unten aber etwa 5 mm. (Genaue Werte lassen sich wegen der großen Dehnbarkeit der Ostienwandungen im frischen und der Starrheit im fixierten Zustande natürlich nicht angeben.) Selbst wenn man die große Plasticität der ausgefallenen Ovarialeier in Betracht zieht und von den Größenunterschieden zwischen Tubenöffnung und Eidurchmesser absieht, ist es zunächst ganz unverständlich, wie das Ei in das Ostium abdominale gelangt. Die Tuben sind kollabiert, ihre Wandungen liegen einander an, das Ostium selbst ist eine ohne genaue Inspektion und ohne Nachhilfe von Pinzetten, Sonden u. dgl. gewöhnlich gar nicht auffindbare Öffnung. Ganz abgesehen von den Größenverhältnissen, taucht da bereits die Frage auf, welche Stellung die Tubenenden einnehmen müßten, damit überhaupt ein Lumen zustande käme und welche Faktoren eine derartige Gestaltsänderung erzeugen könnten. Die minimale Menge glatter Muskulatur, die in den Enden der Eileiter angetroffen wird, dürfte dabei wohl kaum allein in Betracht kommen.

Ich hoffe, im folgenden eine befriedigende Erklärung des Phänomens der Eiaufnahme durch das Ostium abdominale tubarum zu geben. Diese Erklärung stützt sich auf, wie ich glaube, vollkommen neue, bisher von den Untersuchern stets übersehene anatomische Tatsachen, die am Gefäßsystem, und zwar speziell am Venensystem der Weibchen, festgestellt werden können. Es handelt sich im wesentlichen um einen weitverzweigten, ziemlich kompliziert gebauten venösen Sinus, dessen Füllung mit Blut eine Entfaltung des Ostium abdominale tubarum und eine Dilatation der Anfangsstücke der Eileiter hervorruft. Auf die vermutliche Funktion dieser Teile soll nach Erörterung der anatomischen Verhältnisse näher eingegangen werden.

Bei den zahlreichen, an Selachierweibchen vorgenommenen Sektionen, die ich teils in Neapel, teils in Triest, teils aber auf offener See an von Gradeser Fischern gefangenem Material ausführte, war mir mitunter aufgefallen, daß sich um die Vereinigungsstelle der cranialen Oviducte, um diese selbst, sowie um das Nidamentalorgan und die caudalen Oviducte herum bald geringere, bald größere Blutmengen befanden. Sie erfüllten Räume, die scheinbar einerseits von der Oberfläche der genannten Organe, anderseits aber vom Peritoneum begrenzt waren. Ich glaubte, daß es sich um traumatische Vorgänge handelte, bei denen das austretende Blut das die Eileiter und deren Drüsen bedeckende Peritoneum abgehoben hätte. Besonders aufgefallen war mir nur, daß sich diese Erscheinung fast ausschließlich bei geschlechtsreifen Weibchen zeigte.

---

[1] H. Joseph, Ein Doppelei von *Scyllium*. Anatom. Anzeiger. Bd. XXIX. 1906.

Als ich nun im Frühjahre 1908 in der zoologischen Station in Triest bei vollkommen unbeschädigten Zuchttieren, die lange Zeit im Aquarium gelebt hatten, dieselbe Erscheinung antraf, beschloß ich, ihren Ursachen nachzugehen. Da zeigte es sich nun, daß der Blutaustritt in präformierte, von Gefäßendothel ausgekleidete Räume erfolgt, die bei der üblichen Art des Injektionsverfahrens schwer oder gar nicht gesehen werden, daß es sich somit nicht um einen pathologischen, sondern um einen physiologischen Vorgang handelt. Gleich zu Beginn der Untersuchungen stieß ich auf ein Exemplar, bei dem das Ostium abdominale tubarum sowie der ganze Genitaltrakt von einer großen Menge Blutes umgeben war. Das Tier wog 187 g — ein mittelgroßes Weibchen — und war geschlechtsreif. In den fraglichen Räumen war eine so beträchtliche Menge Blutes, daß bei der Extraktion mittels Capillarpipette 7 ccm Blut gewonnen werden konnten. Dieses Blutquantum beträgt ein Siebenundzwanzigstel des Körpergewichtes[1]. Neigte man das Tier so, daß der Kopf tiefer, der Schwanz höher stand, so sammelte sich das Blut um die cranialen Eileiterenden, wobei in der Gegend des Ostium abdominale tubarum eine central gelegene, tief einschneidende Einziehung sichtbar wurde. Ähnliche Befunde machte ich noch an zahlreichen andern Scyllienweibchen der Triestiner Selachierzucht. Gelungene Injektionsversuche ermöglichten später ein genaues Studium der Bluträume.

Nun ist das Blutgefäßsystem der Selachier vielfach Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen. Aber in keiner der mir bekannt und zugänglich gewordenen Arbeiten fand ich eine Erwähnung dieser Bluträume. Vor allem kamen Arbeiten in Betracht, die das Gefäßsystem der Plagiostomen im allgemeinen betreffen, wie z. B. die Untersuchungen von MONRO[1], die klassischen Studien von PARKER[2] über das Gefäßsystem von *Mustelus antarcticus*, die u. a. speziell über das Venensystem der Selachier handelnde Arbeit von HOCHSTETTER[3] oder Abhandlungen, die einzelne Kapitel der Angiologie betreffen, wie NEUVILLES[4] Studien über die Eingeweidegefäße der Cyclostomen und Selachier. In zweiter Linie kamen die verschiedenen Mitteilungen vielerfahrener Angiologen in Betracht, in denen etwa eine beiläufige Erwähnung der auffälligen Gebilde erwartet werden konnte, wie beispielsweise Untersuchungen von J. MÜLLER[5], J. HYRTL[6] und PAUL MAYER[7]. Weder in derartigen Arbeiten noch in solchen, die sich mit der Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems der Haie[8] beschäftigen, fand ich eine Erwähnung der fraglichen Gebilde. Falls sie je beschrieben wurden, sind sie doch nicht bekannt geworden. So darf man wohl annehmen, daß ein Autor wie NEUVILLE, der sich unter Berücksichtigung auch der älteren Literatur ausführlich über die sinuösen Bildungen bei den Selachiern ausspricht, jene Gebilde mindestens erwähnt hätte. ROBINS[9] Arbeiten, die vielfach ebenfalls über die Blutsinus der Haie handeln, sind mir im Original nicht zugänglich geworden. HOCHSTETTER, der bei

---

[1] Bei Br. Hofer, Handbuch der Fischkrankheiten, München 1904, steht S. 273 zu lesen: »Die Fische besitzen im Verhältnis zu ihrer Körpergröße auffallend wenig Blut. Eine pfündige Forelle wird nicht mehr als etwa 8 ccm Blut enthalten. Im allgemeinen schätzt man die Blutmenge auf $^1/_{63}$ des Körpergewichtes.« Diese Angaben müssen mit einiger Reserve aufgenommen werden. Ich erhielt aus einem etwa 400 g schweren ♂ *Scyllium* 28 ccm Blut = etwa $^1/_{14}$ des Körpergewichtes.

---

[1] A. MONRO, The structure and physiology of fishes. Edinburgh 1785.

[2] T. J. PARKER, On the Blood-Vessels of *Mustelus antarcticus*. Philosophical Trans. London. Vol. CLXXVII. Part II.

[3] F. HOCHSTETTER, Beiträge zur vergleichenden Anat. u. Entwicklungsgesch. des Venensystems der Amphibien und Fische. Morpholog. Jahrb. XIII. Bd. 1888.

[4] M. H. NEUVILLE, Contribution à l'étude de la vascularisation intestinale chez les Cyclostomes et les Sélaciens. Ann. d. sciences nat. VIII. série. Zoologie. Vol. XIII. 1901.

[5] J. MÜLLER, Vergleichende Anatomie d. Myxinoiden. 3. Forts. Über das Gefäßsystem. Abhandl. d. königl. Akad. d. Wissensch. Berlin 1839 und andre Arbeiten dieses Autors.

[6] J. HYRTL, Das art. Gefäßsystem der Rochen. Denkschr. kaiserl. Akad. d. Wissensch. XV. Bd. Die Kopfarterien d. Haifische. Wien 1872.

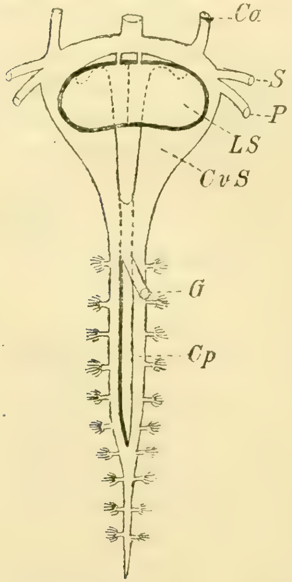
[7] P. MAYER, Über Eigentümlichkeiten in den Kreislauforganen d. Selachier. Mitteil. d. Zoolog. Station z. Neapel. VIII. Bd. 1888.

[8] Hierher gehören Arbeiten, wie z. B. C. RABLS, C. HOFFMANNS, F. RAFFAELES, A. DOHRNS, P. MAYERS u. a. Arbeiten über die Entwicklung d. Gefäßsystems bei den Haien.

[9] Verzeichnis d. Arbeiten ROBINS bei H. NEUVILLE.

Besprechung seiner sehr eingehenden Untersuchungen von *Acanthias*, *Mustelus* und *Scyllium stellare* keinen Unterschied der Vascularisation zwischen Männchen und Weibchen hervorhebt, berichtet, daß seine Ergebnisse mit denen Robins übereinstimmen. Es scheint also, daß Robin zumindest keine solche Beschreibung der Blutsinus um die Eileiter, die Tubenmündung usw. gegeben hat, die die Aufmerksamkeit seiner Leser auf sich lenken mußte. Ich glaube daher, daß die Beschreibung dieser Sinus allein schon vom anatomischen Standpunkt aus gerechtfertigt ist.

Den weiteren Ausführungen sei die Darstellung des Venensystems von *Scyllium catulus* zugrunde gelegt, die Hochstetter in seinen Beiträgen zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische gegeben hat. Die große, ausführliche, mit schönen Tafeln ausgestattete Arbeit von Parker scheint zu einer kurzen, allgemeinen Besprechung des Venensystems weniger geeignet zu sein, da trotz der allgemeinen Ähnlichkeit der Verhältnisse *Scyllium canicula* dem *Scyllium catulus* wohl näher steht als *Mustelus antarcticus*, an dem Parker seine Untersuchungen vornahm. Das beistehende Schema der großen Venenstämme ist Hochstetters Arbeit entnommen. Wie bei allen Selachiern besteht bei *Scyllium catulus* ein Nierenpfortadersystem. Die Caudalvene teilt sich am caudalen Nierenpol in zwei gleich starke Äste, die an der dorsalen Nierenfläche cranialwärts ziehen und an jedes Nierenläppchen einen Zweig abgeben. »Die Venen der seitlichen Rumpfwand sammeln sich zu Stämmchen, welche zwischen je zwei Muskelsegmenten den äußeren Rand der Nieren erreichen und sich an deren ventraler Fläche in ein Gefäßnetz auflösen, außerdem aber untereinander durch feine, am Außenrande der Nieren verlaufende Zweigchen anastomosieren.« Die zuführenden Nierenvenen lösen sich innerhalb der Nieren in ein weites Capillarnetz auf. Am Caudalende der Nieren entstehen aus einem median gelagerten Stamme (s. Textfig. 1), der Äste aus diesem Organ aufnimmt, die beiden gleichstarken Cardinal-



Textfig. 1.
Schema der großen Venenstämme von *Scyllium catulus* (nach Hochstetter).

venen (*Cp*), die das Blut dem Herzen zuführen. Beide Cardinalvenen liegen ventral, am Innenrande der Nieren, voneinander durch die Aorta getrennt, ohne miteinander durch Queranastomosen in Verbindung zu stehen. Sobald die Cardinalvenen das Kopfende der Nieren erreicht haben, erweitern sie sich bedeutend und bilden jederseits einen großen Blutraum, den Hochstetter Cardinalvenensinus (*CvS*) nennt. Die laterale Wand dieses Sinus ist in einem Bogen nach außen und ventralwärts vorgebaucht, die medialen Wände beider Sinus fassen zwischen sich einen spaltförmigen Hohlraum, der nach beiden Seiten hin durch eigentümlich gegitterte Öffnungen mit den beiden Cardinalvenensinus in Verbindung steht. Die Cardinalvenensinus tragen eine blindsackförmige, kurze Ausstülpung, die sie kopfwärts verlängert erscheinen läßt. Nach Aufnahme der Subclavia und der Seitenvene münden die Sinus in den Ductus Cuvieri. Außer den Venae renales revehentes nehmen die Venae cardinales im Bereich ihres Nierenabschnittes die Venen der fingerförmigen Drüse und ihres Gekröses auf. In den Nierenabschnitt der Cardinalvenen ergießen sich auch die Venen des hinteren Abschnittes der Hoden oder Ovarien. Die Vene, die aus dem vordersten Teile der Geschlechtsdrüse stammt, mündet in den zwischen den beiden Cardinalvenensinus gelegenen Hohlraum. Ferner münden in die Venae cardinales die Venen des Mesenterialvenennetzes und die die Intestinalarterien begleitenden und umspinnenden Venen. In den Cardinalvenensinus münden die Venen des Netzes, das den Oesophagus umspinnt. Die Lebervenen ergießen sich in einen sackartigen Sinus, den Hochstetter Lebervenensinus (*LS*) nennt. Dieser Sinus sitzt der vorderen, konvexen Fläche der Leber auf und ist dorsal mit der Wand des Cardinalvenensinus fest verbunden. Eine Kommunikation dieser beiden Sinus besteht nicht. Ein medianes, gegittertes Septum teilt den Lebervenensinus in zwei gleich große Abteilungen, von denen jede die Venen einer Leberhälfte aufnimmt. Der Lebervenensinus mündet durch zwei kurze, knapp neben der Mittellinie gelegene Kanäle in den Sinus venosus. Die Innenfläche des Lebervenensinus trägt viele sehnige Balken, die eine übermäßige Ausdehnung seiner Wände verhindern können.

Wie man sieht, geht aus dieser Darstellung nicht hervor, daß das Venensystem des Weibchens von dem des Männchens fundamental verschieden ist. Hochstetters Angaben über *Scyllium catulus* gelten fast durchaus auch für *Scyllium canicula*, jedoch speziell für das Männchen dieser Species. Ich habe bloß zu bemerken, daß es gelingt, bei vollkommen gelungenen Injektionen einige feine Queranastomosen darzustellen, durch die die beiden Cardinalvenen in ihren unteren

Abschnitten verbunden sind. Eine derartige Verbindung gibt es nach Hochstetter bei den Selachiern nicht, wohl aber bei vielen Knochenfischen. Es scheint daher, daß *Scyllium canicula* in diesem Punkte eine Ausnahmestellung einnimmt. Was die blindsackförmige, kurze Ausstülpung betrifft, die bei *Scyllium catulus* den Cardinalvenensinus kopfwärts verlängert erscheinen läßt, so möge bemerkt sein, daß bei *Scyllium canicula* jeder Cardinalvenensinus kopfwärts je drei halbmondförmige, blinde Buchten trägt, die an Korrosionspräparaten als schön modellierte, flache, aus der den Sinus erfüllenden Masse cranialwärts vorspringende Lappen zum Ausdruck kommen. Ferner trägt der Cardinalvenensinus eine ventralwärts vorspringende Ausbuchtung (Fig. 4 *A CvS*), die lateralwärts mit dem von Parker Präcavalsinus genannten Anfangsteile des Ductus Cuvieri zusammenhängt, medialwärts aber mit dem vorderen Venengeflechte des Oesophagus in Zusammenhang steht.

Fig. 1 zeigt ein Männchen von *Scyllium canicula*, dessen Bauchdecke abgetragen ist. Oberhalb der Leber sieht man einen kugelig gewölbten, hellblau angelegten Sack, den Lebervenensinus. Links und rechts zeigt die Hinterwand der Bauchhöhle eine Wölbung, die durch starke Füllung der beiden Cardinalvenensinus erzeugt ist. Die Wand des Lebervenensinus ist so zart und dünn, daß die Farbe der Injektionsmasse durchschimmert. Hingegen sind die Cardinalvenensinus von einer sehr derben, starken Membran bedeckt, so daß die Farbe der Injektionsmasse hier nicht durchschimmert. Über dem Lebervenensinus sieht man ein Ligament, das am Septum pericardio-peritoneale (dem Diaphragma mancher Autoren) inseriert und in zwei auf der Oberfläche des Lebervenensinus befestigte Falten ausläuft. Es entsteht so ein kleiner Pavillon, der in der Tiefe blind endigt. Es ist dies, wie Semper[1] feststellte, das blinde, von Flimmerepithel ausgekleidete vordere Ende der beiden rudimentären Müllerschen Gänge. Wenn der Lebervenensinus leer ist, liegen die Kuppen der beiden Leberhälften gewöhnlich dem Septum pericardio-peritoneale an. Ist der Lebervenensinus aber mit Blut oder Injektionsmasse gefüllt, so steigt die Leber caudalwärts. Interessant ist es, daß dann auch die beiden Hoden caudalwärts gedrängt werden. Bei einem mittelgroßen, brünstigen Männchen war sehr deutlich zu sehen, wie die beiden 11 cm langen Hoden bei fortschreitender Füllung des Lebervenensinus nach unten rückten. Bei einem andern Männchen, das uneröffnet von der Vena caudalis aus injiziert wurde, sah man gleich nach Beginn der Injektion einen Flüssigkeitsaustritt aus der Cloake. Die Injektion wurde unterbrochen und die Flüssigkeit mikroskopisch untersucht. Sie enthielt zahlreiche lebende Spermien. Neuerlicher Eintritt der Injektionsmasse rief einen abermaligen Samenerguß hervor. Aus diesen Beobachtungen geht natürlich nicht zwingend hervor, daß auch intra vitam die Füllung des Lebervenensinus mit Blut den Samenaustritt verursacht oder befördert. Jedenfalls aber ist auf die Tatsache hinzuweisen, daß die Füllung des Lebervenensinus den Situs viscerum erheblich verändert. Dieser Umstand spricht vielleicht mit dafür, daß der Lebervenensinus der Selachier, der frappant an ähnliche sinusartige Bildungen erinnert, die bei tauchenden Säugetieren (Cetaceen, Pinnipediern, Fischotter, Biber) gefunden werden, eine andre Bedeutung hat wie diese. Der Lebervenensinus der Säuger soll ja bekanntlich als Sammelreservoir für das während des Tauchens venös werdende Blut dienen, das nach dem Wiederauftauchen rasch auf dem Wege der Vena cava in den Lungenkreislauf gelangen kann. Auf die Verschiedenheit dieser einander ähnlichen Gebilde hat ausführlich Neuville hingewiesen.

---

[1] C. Semper, Das Urogenitalsystem d. Plagiostomen usw. Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Inst. in Würzburg. Vol II. 1875.

Ein injiziertes Weibchen zeigt einen wesentlich andern Anblick als das Männchen. Auf Fig. 2 erkennt man zwar sofort den Lebervenensinus, jene Vorwölbung, die unmittelbar über den beiden Leberlappen liegt. Der Lebervenensinus setzt sich aber scheinbar nach oben, nach den Seiten und nach unten fort. Wie die Präparation ergibt, liegen sinuöse Bildungen vor, die das Ostium abdominale tubarum, die cranialen Oviducte, die Nidamentalorgane sowie einen Teil der caudalen Oviducte umgeben. Die Einsenkung unmittelbar cranial vom Lebervenensinus, die am Bilde scheinbar blind geschlossen ist, setzt sich in die Tuben fort. Die beiden lateral und caudal vom Lebervenensinus ausladenden Erhebungen entsprechen den gefüllten sinuösen Räumen, die die beiden Nidamentalorgane umgeben. Die sich verjüngenden Abschnitte sind die von Bluträumen umgebenen caudalen Oviducte.

Die Räume um das Ostium abdominale tubarum stehen in direkter Kommunikation mit den Räumen um das Nidamentalorgan, den cranialen und den caudalen Oviduct. Mit dem Lebervenensinus kommunizieren sie nur indirekt. Es ereignete sich oft, daß bei Injektionen, die von der Vena caudalis aus vorgenommen wurden, entweder nur der Lebervenensinus oder nur die übrigen sinuösen Räume injiziert waren. Ein Bild, wie es Fig. 2 zeigt, dürfte auf Grund der natürlichen Injektion nicht zustande kommen. Es ist ja bedeutend weniger Blut vorhanden als Injektionsmasse für das Objekt von Fig. 2 verwendet wurde. Die größte Blutmenge, die ich in diesen Räumen fand, betrug, wie eingangs erwähnt wurde, 7 ccm.

Das Verhältnis der verschiedenen Sinus zueinander, ihre Zu- und Abflüsse, sind ziemlich komplizierter Natur. Sie seien an der Hand der Fig. 3 und 4 gesondert besprochen.

Der Lebervenensinus.

Es gibt bei der überwiegenden Mehrzahl der Selachier ein über der Leber gelegenes, mit dem Ductus Cuvieri verbundenes Reservoir, das von den Venae subhepaticae gespeist wird und sich mehr oder weniger weit in das Innere der beiden Leberhälften fortsetzt. Bei manchen Species fehlt der Lebervenensinus gänzlich, bei manchen ist er durch Plexussysteme vertreten. Nach diesen Befunden unterscheidet NEUVILLE drei Typen. Erstens den Typus, den die primitiven Selachier der abyssalen Zonen, die Spinaciden, zeigen. Diese haben nach NEUVILLE weder einen Plexus noch einen Sinus. Als Beispiel für diese Kategorie gibt NEUVILLE ein entsprechendes Bild von *Centrophorus granulosus*. [Wie aus der Arbeit HOCHSTETTERS hervorgeht, hat der dem Leben in seichten Gewässern angepaßte *Squalus acanthias* eine Erweiterung der beiden Lebervenen, die den beiden Hälften eines ausgebildeten Lebervenensinus entsprechen dürften.] Den zweiten Typus zeigt, wahrscheinlich als einziger Repräsentant, *Lamna cornubica*. Bei diesem Selachier beschreibt nach NEUVILLE DUMÉRIL[1] (wie ich sehe, bereits vor diesem Autor J. MÜLLER[2], der auch eine schöne Abbildung gibt) arterio-venöse Plexus, die an Stelle der beiden Hälften eines Lebervenensinus gelegen sind und von den arteriellen Intestinalgefäßen und einigen Venae subhepaticae gebildet werden. Aus der Verschmelzung der Wandungen vieler kleiner Venen (über die Art der Verschmelzung vide LAFITE-DUPONT[3]) läßt sich nun ein Zustand ableiten, den man bei den meisten recenten Selachiern findet, nämlich das Vorkommen eines unvollkommen gekammerten, von vielen bindegewebigen Trabekeln durchzogenen, einheitlichen Lebervenensinus. Solche ausgebildete Lebervenensinus wurden zuerst von MONRO (»of a skate«) gesehen und abgebildet. Der Lebervenensinus wurde des öfteren beschrieben, so von Sappey[1], der ihn lac sanguin sous-oesophagien nannte, im Gegensatz zum lac sanguin sus-oesophagien, wie bei ihm der Cardinalvenensinus (Sinus Monroi) heißt[2]. Parker beschrieb den Lebervenensinus eingehend unter dem Namen Hepatic sinus, von Hochstetter stammt die Bezeichnung Lebervenensinus. Neuville beschreibt am »sinus sushépatique« die auch von andern Autoren gesehene doppelte Einmündung in den Ductus Cuvieri und berichtet, daß die beiden Verbindungsvenen Klappen tragen, die das Blut wohl in den Ductus Cuvieri gelangen lassen, eine Blutbewegung im entgegengesetzten Sinne aber unmöglich machen. Für gewöhnlich ist der Lebervenensinus leer, sehr selten enthält er Blut, meistens bei Tieren, die seit mehreren Stunden tot sind. Eine Ausnahme machen brünstige Tiere, bei denen ich gewöhnlich Blut vorfand. Über die Verhältnisse des Lebervenensinus bei den Rochen stellte Hochstetter Untersuchungen an. Bei *Raja* und den Rochen überhaupt fehlt ein trennendes Septum zwischen der rechten und linken Abteilung, die Verbindungsstelle zwischen beiden Abteilungen ist zu einem Kanal ausgezogen, durch den die beiden Hälften kommunizieren. Diese abweichende Form läßt sich nach Hochstetter aus der mit der Verbreiterung und Verflachung des Körpers einhergehenden Verbreiterung der Leber erklären. Eine fundamentale Tatsache ist die bei den Rochen auftretende Kommunikation zwischen dem Lebervenensinus und den Cardinalvenen (Hochstetter meint, diese Verbindung könne als erste Hohlvenenbildung aufgefaßt werden). Bei der Familie Rajae werden die beiden Cardinalvenen am Kopfende der Nieren von einem sinusartigen Blutbehälter überragt, mit dem sie jederseits durch je eine Öffnung kommunizieren. Dieser Sinus gehört den Geschlechtsdrüsen an und besteht aus zwei Abteilungen, die zu beiden Seiten der Wirbelsäule gelagert sind. Ihnen sitzt die paarige Keimdrüse auf. Beide Säcke kommunizieren miteinander und gehen durch craniale Fortsätze in den Lebervenensinus über. Diese Säcke, die einerseits mit den Venae cardinales, anderseits mit dem Lebervenensinus kommunizieren, nannte Hochstetter Genitalvenensinus. In diese Sinus münden die ungemein zahlreichen Venen der Hoden oder Ovarien. Bei *Torpedo Galvanii* lagert der ventralen Wand des Lebervenensinus jederseits die Geschlechtsdrüse auf, welche ihr Blut in ihn ergießt, caudalwärts besitzt jede Abteilung einen Fortsatz, der rechterseits blind endigt, während der linke Fortsatz mit der entsprechenden Cardinalvene durch eine oder zwei Kommunikationsöffnungen in der Höhe der Vereinigungsstelle der beiden Cardinalvenen in Verbindung tritt[1]. Auf HOCHSTETTERS Taf. II, Fig. 3 ist eine weibliche injizierte, eröffnete *Torpedo Galvanii* abgebildet, die sehr schön die beiden prall gefüllten Lebervenensinushälften sehen läßt. Die beiden mit *M* bezeichneten Oviducte liegen frei auf dem geschwellten Lebervenensinus; sie sind, wie man deutlich sieht, durch die Füllung dieser Sinus der vorderen Bauchwand genähert. Nicht zu sehen ist das Ostium abdominale tubarum, weil es durch ein einem Ligament ähnliches, zu den Ovarien ziehendes Gebilde überdeckt wird.

---

[1] DUMÉRIL, Histoire naturelle des Poissons. Paris 1865.

[2] J. MÜLLER, loco cit.

[3] LAFITE-DUPONT, Sur le système veineux des Sélaciens. Trav. du labor. de la station zool. d'Arcachon 1898.

---

[1] Sappey, Études sur l'appareil mucipare et sur le système lymphatique des poissons Paris, 1879.

[2] Sappeys Arbeit war mir nicht zugänglich. Dieser Passus über S ist Neuvilles Arbeit entnommen.

Bei *Scyllium canicula* ist der Lebervenensinus so beschaffen wie bei *Mustelus laevis* und *Scyllium catulus* (vide HOCHSTETTERS Schema auf S. 644). Eine direkte Verbindung mit dem benachbarten Cardinalvenensinus besteht nicht. Auf Fig. 3 sieht man, da aus dem Ductus Cuvieri die Injektionsmasse entfernt wurde, die beiden Mündungsstücke des Lebervenensinus. Beim Männchen (Fig. 1) liegt der Lebervenensinus frei, bloß vom vorderen Ende der beiden rudimentären MÜLLERschen Gänge überlagert. Bei einem 46 cm langen Scyllienmännchen war der gerade bis zur völligen Entfaltung injizierte Sinus 23 mm breit, der Längsdurchmesser betrug 16 mm, der dorsoventrale Durchmesser 10 mm. Beim Weibchen (Fig. 3 u. 4) ist der Lebervenensinus von einem andern Sinus, den ich Tubarsinus nennen will (den Namen Genitalsinus hat, wie oben bemerkt wurde, HOCHSTETTER für die mit dem Lebervenensinus zusammenhängenden Bluträume der Rochen gewählt), überlagert. Man sieht daher auf Fig. 2 nur einen Teil des Lebervenensinus. Beim Weibchen besteht ebensowenig wie beim Männchen eine Verbindung des Lebervenensinus mit dem Cardinalvenensinus. Eine direkte Kommunikation zwischen diesem letzteren Sinus und dem Tubarsinus besteht ebenfalls nicht. Die Füllung des Lebervenensinus bewirkt beim Weibchen eine Verschiebung der Leber nach unten und eine Hebung des Ostium abdominale tubarum und der oberen Teile der Eileiter in dem Sinne, daß dieser ganze Apparat der vorderen Bauchwand genähert wird. Die Maße des (wie beim

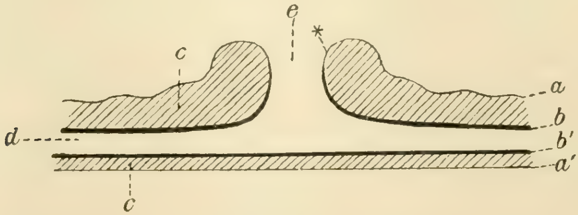
---

[1] Hier muß ich bemerken, daß man aus HOCHSTETTERS Beschreibung nur dann ein klares Bild der Sachlage erhalten kann, wenn man annimmt, daß seine Figurenbezeichnungen 3 und 4 vertauscht sind. Denn: Die Fig. 4, über der »*Torpedo Galvanii*« steht, zeigt einen gewaltigen, mit dem Lebervenensinus zusammenhängenden Blutbehälter, der mit *GS* = Genitalvenensinus bezeichnet ist, während (ganz abgesehen von der sonstigen Beschreibung) S. 135 zu lesen steht: Bei *Torpedo* fehlt ein Genitalvenensinus vollständig usw. usw.

Männchen) gerade bis zur völligen Entfaltung injizierten Lebervenensinus eines etwa 40 cm langen Weibchens betrugen 22, 24 und 28 mm. Diese Maße sind von den für das Männchen angegebenen verschieden, doch ist zu beachten, daß kleine individuelle Schwankungen vorkommen und die Spannung der Sinuswände wahrscheinlich nicht dieselbe war wie beim Männchen. Wie mir scheint, haben nicht geschlechtsreife Tiere einen absolut und relativ kleineren Lebervenensinus als geschlechtsreife.

Der Tubarsinus.

Dieser große Blutraum liegt um das Ostium abdominale tubarum und um die Anfangsstücke der Eileiter. Er erstreckt sich bis zum cranialen Pole des Nidamentalorgans, wo er durch eine Falte von dem Blutraume, der dieses Organ umgibt, abgegrenzt erscheint. Auf Fig. 2 ist links und rechts eine Einschnürung zu sehen, die dieser Stelle entspricht. Caudalwärts steht der Tubarsinus jederseits mit dem Blutraume, der das Nidamentalorgan und den caudalen Oviduct umgibt, in direkter Kommunikation. Der Tubarsinus umgibt die drehrunden Eileiter gleich einem dünnwandigen, weiten Rohre, das ein dickwandiges, engeres Rohr konzentrisch umschließt. Am Ostium abdominale tubarum, wo die beiden Eileiter bis auf eine Stelle, eben das Ostium, miteinander vereinigt sind, geht die Sinuswand in die Eileiterwand über. Das beistehende Schema zeigt einen Querschnitt durch die vom Tubarsinus umgebenen Eileiter. An der mit einem Stern bezeichneten Stelle geht das Peritonealepithel in das typische Tubenepithel über. An Schnitten, die durch eine Tube mit gerade bis zur leichten Entfaltung injizierten Tubarsinus gehen, hat die von Peritonealepithel überzogene Sinuswand (*a*, Textfig. 2) eine Dicke von $^1/_{20}$ mm, die



Textfig. 2.

Schematischer Querschnitt durch die Eileiter am Ostium abdominale tubarum. *c*, das mit Blut gefüllte Innere des Tubarsinus; *e*, Ostium abdominale tubarum; *d*, Eileiterlumen; *, Übergangsstelle des Peritonealepithels in das Tubenepithel; *a*, die vom Peritonealepithel überzogene Sinuswand und *b*, die vom Eileiter gelieferte Sinuswand, ventrale Ansicht; *b′*, die vom Eileiter gelieferte Sinuswand und *a′*, die an der Rückenwand der Bauchhöhle angewachsene Sinuswand, dorsale Ansicht.

vom Eileiter gelieferte Wand (*b*, Textfig. 2) eine Dicke von $^1/_5$ mm. Die erstere besteht von außen nach innen aus Peritonealepithel, Bindegewebe, in dem einzelne zarte Bündel glatter Muskulatur eingebettet sind, und Gefäßendothel; letztere aus Gefäßendothel, den typischen Muskel- und Bindegewebsschichten, die dem Oviduct eigentümlich sind, und Eileiterepithel. Der Blutraum des Tubarsinus ist gleich dem des Lebervenensinus von vielen bindegewebigen Trabekeln durchzogen. Außerdem verlaufen in ihm viele kleine Arterien, was angesichts der von NEUVILLE bezüglich der Entstehung des Lebervenensinus aufgestellten Theorie (s. S. 648) Beachtung verdienen dürfte.

Der Tubarsinus liegt, wie Fig. 3 und 4 zeigen, auf dem Lebervenensinus. Auf Fig. 3 erscheint die rechte vordere Hälfte des Tubarsinus bis zum Nidamentalorgan hinunter abgetragen, so daß die dorsale Hälfte des eröffneten, den aufgeschnittenen Eileiter umfassenden Blutraumes (dunkelblau) zu sehen ist. Links ist bloß die Übergangszone der Tubenwand in die Sinuswand fortgenommen, so daß ein Teil der ventralen Hälfte des Sinusinnern sichtbar wird. Das blaue Feld *LS* gehört der mittleren Partie des größtenteils abgetragenen Lebervenensinus an. Fig. 4 zeigt ein Injektionspräparat, an dem die ganze rechte Hälfte des Tubarsinus bis zu der oberhalb des Nidamentalorgans befindlichen Einschnürung abgetragen wurde. Der rechte Eileiter ist abgeschnitten, sein Stumpf ragt aus der ihn umgebenden Injektionsmasse heraus. Der große, von der Leber sich dorsalwärts hinziehende hellblau gefärbte Wulst entspricht dem uneröffneten Lebervenensinus. Der das Ostium begrenzende, linke Rand des Tubarsinus ist ebenfalls abgetragen, so daß man den tiefblau gefärbten Inhalt dieses Sinus sieht. Caudalwärts setzt sich der Tubarsinus in den Nidamentalorgansinus — so möge dieser Blutraum genannt sein — fort. In die Wand des Nidamentalorgansinus ist ein Fenster geschnitten, ein Teil der Injektionsmasse, die ihn erfüllt hatte, ist entfernt, so daß man die vordere Konvexität des Nidamentalorgans zu Gesicht bekommt. Neben dem vom Tubarsinus überlagerten, auf Fig. 4 freigelegten hinteren Abschnitt des Lebervenensinus sieht man ein weißes Feld, in das ein Fenster geschnitten ist. Dieses Feld ist ein Teil der membranösen vorderen Wand des Cardinalvenensinus, dessen mediale Partie teilweise vom Lebervenensinus überlagert wird. Das am Septum pericardio-peritoneale inserierende kurze Tubenligament ist von feinen Venenzweigen durchzogen. Diese stellen, wie mir scheint, eine Verbindung zwischen dem Tubarsinus und dem S. 646 beschriebenen Divertikel des Cardinalvenensinus (Fig. 4 *ACvS*) dar. Caudalwärts steht der Tubarsinus jederseits in breiter, offener Verbindung mit dem Nidamentalorgansinus. Dieser umgibt das ganze Nidamentalorgan wie ein Mantel und umhüllt auch, wie Fig. 3 und 4 zeigen, noch eine Strecke weit den caudalen Oviduct. Vom caudalsten Ende des Nidamentalorgansinus zweigen einige Venen ab, die sich unter die äußere Muskelhülle des Oviductes begeben, wo sie mit einem tiefen Cavernensystem in Verbindung stehen[1]. Der Nidamentalorgansinus ist von zahlreichen Arterien durchzogen, die sich zum Nidamentalorgan und zum caudalen Oviduct begeben. Es sind dies aus der Aorta kommende segmentale Arterien, aus welchen caudalwärts zwei größere Arteriae uterinae hervorgehen. Eine Abbildung dieser Arterienverhältnisse gibt, ohne des Nidamentalorgansinus Erwähnung zu tun, Carazzi[2]. Medialwärts steht der Nidamentalorgansinus dort, wo sein Querdurchmesser am größten ist, durch ein kurzes Verbindungsstück in direkter Kommunikation mit der Vena cardinalis. Ein, wie es scheint konstanter, langer, dünner Venenast verbindet einen der Seitenzweige der Vena cardinalis mit dem Nidamentalorgansinus. Dorsalwärts steht dieser Sinus mit dem Oesophogealplexus durch eine größere Menge feiner Zweige in Verbindung. Ferner mündet in beide Nidamentalorgansinus je ein sehr bedeutender, aus dem Ovarium kommender Ast, dessen Injektion nicht immer gelingt. Er ist auf Fig. 4 dargestellt. Seine Injektion gelingt am besten dann, wenn die Kanüle in die Vena caudalis eingeführt wird. Dieser Ast tritt aus dem vordersten Teile des Ovariums aus. Die Venen aus dem mittleren und hinteren Drittel des Ovarium münden in großer Zahl direkt in die Venae cardinales. Das Venensystem des Ovarium, auf das hier nicht näher eingegangen werden muß, ist, wie eine gelungene, vollständige Injektion zeigt, von einer schier unentwirrbaren Kompliziertheit. Auf die merkwürdige Blutfülle der Venen und Bluträume dieses Organs zur Zeit der Gravidität hat jüngst Neuville aufmerksam gemacht, der eingehende Studien über die betreffenden Verhältnisse bei *Squalus acanthias* angestellt hat.

Nach dieser Skizzierung der anatomischen Verhältnisse des Lebervenen-, Tubar- und Nidamentalorgansinus sei der Versuch ihrer physiologischen Deutung unternommen.

Da, wie ausnahmslos zu sehen ist, die Tubenregion durch Blutfüllung des Lebervenensinus und des Tubarsinus entfaltet wird und großer Blutreichtum der betreffenden Teile zur Zeit der Brunst beobachtet wird, ist es sehr naheliegend, die ganze komplizierte Einrichtung als Apparat zu betrachten, dessen Funktion die Beförderung des Eies in die Tube ist.

---

[1] Über diese Verhältnisse bei *Acanthias* ist berichtet in: V. Widakowich, »Über den Uterus von *Squalus acanthias*«. Diese Zeitschr. Bd. LXXXVIII. 1907.

[2] D. Carazzi, Sul sistema arterioso di *Selache maxima* e di altri squalidi. Anatom. Anz. 1905.

Bei mehreren hundert Sektionen von weiblichen Selachiern habe ich niemals ein Ei im Ostium abdominale tubarum angetroffen. Nur einmal sah ich in einer *Raja clavata* ein Ei frei in der Bauchhöhle liegen. Und selbst dieser eine Fall erscheint nicht ganz rein, da das Keimbläschen noch nicht an die Oberfläche des Dotters gerückt war. Möglicherweise hatte da eine Mißhandlung des gefangenen Tieres eine Rolle gespielt. Rückert[1] berichtet, er habe bei *Torpedo* freie Bauchhöhleneier, welche A. Schulz gefunden haben will, niemals zu Gesicht bekommen. Hingegen sind Eier im Anfangsteile der Schalendrüse, und in tieferen, aber noch über dem Uterus gelegenen Partien oft gesehen worden. Der Akt der Eiaufnahme durch das Ostium tubarum scheint demnach bald nach dem Austritt des Eies aus dem Ovarium zu erfolgen und sehr rasch vonstatten zu gehen. Die Wahrscheinlichkeit, ein Ei gerade im Ostium abdominale tubarum zu finden, dürfte daher äußerst gering sein. Auch der Eitransport durch das Abdomen zum Ostium ist gegenwärtig völlig dunkel. A. Schulz[2] berichtet ganz kurz: »Das Ei von *Torpedo ocellata* verläßt den Follikel und wird mit Hilfe der insbesondere an der vorderen Bauchwand reich entwickelten Flimmerzellen der Tubenöffnung zugeführt.« Sicher ist, daß man sich den Eitransport als Wanderung des Eies vorzustellen hat. So kann z. B. ausgeschlossen werden, daß sich etwa die beiden Tuben über das Ovarium breiten. Die Entfernung des durch Ligamente fixierten Tubenmündungsteiles vom Ovarium beträgt bei *Scyllium can.* je nach der Größe und Lagerung des Ovariums etwa 3—7 cm. Nach den anatomischen Verhältnissen muß unbedingt angenommen werden, daß die uns unbekannten Faktoren — die Rolle der Flimmerzellen ist ja nicht bewiesen — das Ei in die Gegend des Ostium abdominale tubarum transportieren. Möglicherweise ist dabei die Füllung des Nidamentalorgansinus maßgebend, die den verfügbaren Raum im Abdomen so beschränkt, daß das Ei in die Furche zwischen den beiden Leberlappen zu liegen kommt. Kontraktionen der Bauchwand in caudo-cranialer Richtung könnten dann das Ei in die Gegend des Ostium befördern. Dies sind Vermutungen, die vielleicht etwas für sich haben, gegenwärtig aber unbewiesen sind.

---

[1] J. Rückert, Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier. Festschrift C. v. Kupffer. Jena 1899.

[2] A. Schulz, Zur Entwicklungsgesch. des Selachiereies. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XI. 1875.

Geht man aber von dem Augenblicke aus, da das Ei einmal vor der Tubenöffnung liegt, so wird nach den mitgeteilten anatomischen Momenten die Eiaufnahme in die Tubenöffnung viel verständlicher.

Durch die Füllung des Lebervenensinus ist die Entfernung zwischen Tubenöffnung und Bauchdecke verringert. Füllt sich nun der Tubarsinus mit Blut, so wird das Ei, das ventral den Widerstand der Bauchdecke findet, von der dorsalen Seite her von den sich aufstellenden Tubenrändern gleichsam umgossen, es wird in das Ostium sozusagen hineingeboren.

Die halbkugelige Delle in der Tubarregion der Fig. 2 wurde dadurch erzeugt, daß auf den schon auf natürlichem Wege schwach gefüllten Tubarsinus eine Kugel von Scyllieneigröße gelegt und festgehalten wurde, während der Sinus sich mit Injektionsmasse füllte. Die sich schwellenden Tubenwände legten sich teilweise um die Kugel herum. (Eine weitgehende Injektion bringt einen Verschluß des Ostium abdominale tubarum hervor. Man sieht dann an seiner Stelle einen schmalen, längsgestellten Spalt. Daß es beim lebenden Tiere zu einer so weit gehenden Füllung des Tubarsinus kommt, ist sehr unwahrscheinlich.) Bei teilweiser Füllung des Tubarsinus mit Blut sind die cranialen Eileiter stark erweitert. So konnte ich, ohne eine Verletzung der zarten Membranen hervorzurufen, bei Tieren mit natürlich injiziertem Tubarsinus mit dem über 1 cm breiten Kopfe einer Pinzette jeden Eileiter 3 cm weit sondieren.

Nach dem Eintritt des Eies in das Ostium dürfte die Muskulatur der cranialen Eileiter in Aktion treten, die dann das Ei weiter in den Eileiter hineintreibt. Mehrmals wurde versucht, ob sich durch künstliche Füllung des Tubarsinus ein Eintritt des Eies in die Eileiter erzeugen läßt. Zu diesem Zweck wurde einem frisch getöteten, brünstigen Zuchttier ein großes, dem Ovarium entnommenes Ei auf das nicht entfaltete Ostium abdominale tubarum gelegt. Hierauf wurde das Tier wieder sorgfältig zugenäht, worauf durch die Caudalvene Meerwasser injiziert wurde. Der mehrmals angestellte Versuch mißlang. Einmal lag das Ei nach der Wiedereröffnung des Abdomen neben dem Tubarsinus, ein andres Mal zerbarst das Ei wegen zu starker Injektion des Sinus. Auch Versuche mit zwei Eiern (*Scyllium canicula* enthält ja gleich manchen andern Arten fast immer zwei gleichalterige Keime) hatten ein negatives Resultat. Das Mißlingen dieser Versuche spricht vielleicht für die Mitwirkung der glatten Muskulatur und beweist natürlich nichts gegen die Annahme, daß der Tubarsinus den Eintritt in das Ostium zu bewerkstelligen hat, da bei dem Experiment naturgemäß nicht die intra vitam herrschenden Verhältnisse bestanden. So entfiel beispielsweise die Tätigkeit der Schleim produzierenden Drüsen, die Bauchdecken waren starr, usw. Wahrscheinlich war nicht einmal die Lage (Bauchlage) des injizierten Tieres die richtige, den natürlichen Verhältnissen entsprechende.

Ergänzend sei noch bemerkt, daß das Blut, das die Tubarsinus füllt, gewöhnlich von sehr blasser Farbe ist. P. Mayer hat ein blasses Blut, das er als »verdünntes Blut« bezeichnete, in oberflächlichen Hautvenen von *Raja* beobachtet. »Die Anfüllung der Venen kann in beiden Antimeren sehr verschieden sein. Man sieht z. B. auf der einen Seite die Venen parallel den Knorpeln, an deren Auffassung als Venen selbst ein Sappey nicht rüttelt, deutlich rot durch die Haut schimmern, auf dem andern Antimer dagegen nicht; sie sind aber dabei prall mit einer Flüssigkeit gefüllt, die ich zunächst nur als verdünntes Blut bezeichnen will.« Ein »sang dilué« sah Neuville in den Intestinalgefäßen. Angesichts dieser Tatsachen war ich bemüht, darüber klar zu werden, ob das Blut von Weibchen, deren Sinusräume gefüllt sind, dem der Männchen völlig analog ist oder nicht; es handelt sich ja hierbei um die Entscheidung der Frage, ob das Weibchen imstande ist, aus seinem normalen Blutvorrate das große Blutquantum aufzubringen, das die Tubarsinus und die andern großen Bluträume erfüllt, oder ob erst durch Wasseraufnahme die Totalmenge des Blutes vermehrt werden muß. Mangels einer genügenden Anzahl von Männchen und nicht gravider Weibchen war ich nicht imstande, die Frage zu lösen[1].

Meine Untersuchungen beschränken sich ausschließlich auf *Scyllium canicula.* Allein, nach meinen früheren Beobachtungen kann ich mit Bestimmtheit versichern, daß bei *Scyllium stellare* und *Galeus canis* fast identische Verhältnisse wie bei *Scyllium canicula* bestehen. Höchstwahrscheinlich kommen ähnliche Schwellvorrichtungen der Tube bei allen eierlegenden, im wesentlichen wie *Scyllium canicula* gebauten Arten vor.

Systematische Untersuchungen an trächtigen und brünstigen Scyllienweibchen waren nur in Triest möglich, wo zum Zweck der Zucht im Frühjahr eine große Menge von trächtigen Scyllien gehalten wird. Nur der außerordentlichen Zuvorkommenheit des Herrn Prof. Dr. C. Cori, der mir in wahrhaft liberaler Weise eine große Zahl der wertvollen Zuchttiere zur Verarbeitung überließ, verdanke ich es, daß ich meine Untersuchungen zu einem gewissen Abschluß bringen konnte. Ich spreche Herrn Prof. Cori auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aus. Dank schulde ich auch Herrn Prof. Dr. Grosser aus Wien, der mich bei den Injektionen mit Rat und Tat unterstützt hat.

---

[1] Bei meinen wenigen Versuchen konnte ich nur das spec. Gewicht des Weibchenblutes genau bestimmen. Es betrug 1026,42 (Fleischl 14, Zahl der Erythrocyten 346,600). Das spec. Gewicht des Blutes zweier Männchen betrug 1028.

Technik. Injektionen vom Herzen aus ergaben bezüglich der Füllung der Blutsinus niemals befriedigende Resultate. Daß aus dem Ductus Cuvieri kein Blut in den Lebervenensinus gelangen kann, da die Mündungsstücke der letzteren Klappen tragen, wurde bereits oben bemerkt. Auch der Tubarsinus und die Nidamentalorgansinus lassen sich vom Herzen aus nicht mit Blut füllen. Vielleicht trägt dieser Umstand mit daran schuld, daß diese Räume nie die verdiente Beachtung gefunden haben[1]. Die ersten gelungenen Injektionen erhielt ich durch Einführen der Kanüle in das caudale Ende des Nidamentalorgansinus. Von hier aus ließen sich der Tubularsinus sowie die Nidamentalorgansinus beider Seiten leicht in jedem gewünschten Verhältnis injizieren. Bei Einführung der Kanüle in die Caudalvene erhielt ich auf ebenso bequeme wie einfache Weise gute Injektionspräparate mit verschiedenen Gelatinemassen und einer gefärbten Alkohol-Terpentin-Schellackmasse. Anfänglich versuchte ich, durch Herstellung von Korrosionspräparaten Licht in die Verhältnisse der zu- und abführenden Venenwege zu bringen. Diese Versuche führten nicht zum erhofften Ziele, da vielfach ein Sinus den andern überlagert und am Korrosionspräparat oft nicht zu entscheiden ist, ob übereinander liegende Teile in direkter Verbindung stehen oder nicht. Weiter kam ich mit Injektionen von erstarrenden, in Formol gehärteten Gelatinemassen und der Zergliederung mit Messer und Schere.

Wien, Juni 1908.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIX.

Fig. 1. Ansicht der Ventralseite eines eröffneten Männchens von *Scyllium can.*, dessen Lebervenensinus injiziert ist. Die Leber ist vom Septum pericardio-peritoneale abgerückt. *LS*, Lebervenensinus; *CvS*, Cardinalvenensinus; *L*, Leber; *m.Tu*, männliche Tube, das Rudiment des cranialen Endes der Müllerschen Gänge; *H*, Hoden.

---

[1] Wie ich aus mündlichen Mitteilungen erfahre, wurden sie wohl manchmal mit Blut gefüllt gesehen, was aber als pathologische Veränderungen aufgefaßt wurde.

Fig. 2. Ansicht der Ventralseite eines Weibchens von *Scyllium can.*, dessen Lebervenen-, Tubar- und Nidamentalorgansinus injiziert sind. Man beachte auch die Lage der Leber. *Tu S*, Tubarsinus; *L S*, Lebervenensinus; *No S*, Nidamentalorgansinus; *Cv S*, Cardinalvenensinus; *L*, Leber.

Fig. 3. Diese Abbildung soll zeigen, wie der Tubarsinus den Eileiter umgibt. Leber und Darm sind entfernt, die ventrale Hälfte des Tubarsinus ist abgetragen. Man sieht daher die dorsale Seite der Innenfläche des Eileiters (*d.I.cr.O*) und das Innere eines Teiles der mit blauer Injektionsmasse gefüllten Tubarsinus (*I. Tu. S*). Die Injektionsmasse, die den Ductus Cuvieri erfüllt hatte, ist auspräpariert, so daß die Mündungen des Lebervenensinus (*M L S*) sichtbar werden. Da dieser Sinus sowie der Tubarsinus nur wenig injiziert sind, ist die Lage der einzelnen Teile anders als in Fig. 2. So liegt hier die craniale Seite des Tubarsinus unmittelbar am Septum pericardio-peritoneale. Vom Lebervenensinus ist nur ein kleiner Teil zu sehen, seine Hauptmasse ist unter dem Tubarsinus gelegen. *Ca*, Vena cardinalis anterior; *Spp*, Septum pericardio-peritoneale; *dIcrO*, dorsale Innenfläche des cranialen Oviductes; *I Tu S*, Inhalt des Tubarsinus; *No S*, Nidamentalorgansinus; *Oe*, Oesophagus; *M L S*, Mündung des Lebervenensinus in den Ductus Cuvieri; *DC*, Ductus Cuvieri; *Vw Tu S*, Vorderwand des Tubarsinus; *L S*, Lebervenensinus; *L*, Leber.

Fig. 4. Das Objekt ist schräg von der Seite gesehen gezeichnet. Es soll vor allem gezeigt werden, wie der Tubarsinus den Lebervenensinus überlagert. Die rechte Hälfte des Tubarsinus ist bis zum Nidamentalorgansinus weggeschnitten. Linkerseits sieht man die enorme Erweiterung des Einganges in den linken Oviduct. (Die Vena card. ant. war nicht injiziert und ist daher nicht gezeichnet.) *ACv S*, Ausbuchtung des Cardinalvenensinus; *Cv S*, Cardinalvenensinus; *crO*, cranialer Oviduct; *No S*, Nidamentalorgansinus; *NO*, Nidamentalorgan; *Spp*, Septum pericardio-peritoneale; *MOePl*, Mündung des Oesophagealvenenplexus in den Ductus Cuvieri; *Dc*, Ductus Cuvieri; *OePl*, Oesophagealplexus; *MlO*, Mündung des linken Oviductes; *Tu S*, Tubarsinus; *L S*, Lebervenensinus; *L*, Leber; *O*, Ovarium.

Einige Worte aus Anlaß des „Nachtrag bei der Korrektur“ zur Arbeit von R. Goldschmidt „Das Nervensystem von Ascaris lumbricoides und megalocephala“.

Von

A. S. Dogiel,
o. ö. Prof. der Histologie an der Universität St. Petersburg.

In dem XC. Band dieser Zeitschrift erschien eine Arbeit von K. GOLDSCHMIDT, in welcher derselbe (im »Nachtrag zur Korrektur«) seine Aufmerksamkeit der im vorhergehenden, LXXXIX. Bande derselben Zeitschrift erschienenen Arbeit von D. DEINEKA »Das Nervensystem von *Ascaris*« widmet. Da diese Arbeit in meinem Laboratorium ausgeführt worden ist und ich daher in gewissem Maße für dieselbe verantwortlich bin, so kann ich nicht umhin die Arbeit selber von GOLDSCHMIDT, als auch den Nachtrag zu derselben mit einigen Worten zu berühren. Ich habe hierbei nicht die Absicht mit dem Autor eine Polemik einzugehen, da eine solche nur mit einem Forscher möglich ist, der sich bewußt ist, daß für eine Widerlegung fremder Untersuchungen es durchaus erforderlich ist, die betreffenden Beobachtungen mit Hilfe derselben Methoden, vermittels deren sie erhalten worden sind, sorgfältig nachzuprüfen und tatsächlich specifische Methoden anzuwenden. Beim Autor trifft das nicht zu. Außerdem ist ihm, wie es aus seiner Arbeit hervorgeht, die Technik der neuen Spezialmethoden, welche für die Untersuchung des Nervensystems, sowohl an Wirbeltieren als auch an Wirbellosen, angewandt werden, vollkommen unbekannt oder jedenfalls wenig geläufig, infolgedessen hat er eine Methode benutzt, welche ihn zu solchen unwahrscheinlichen Resultaten geführt hat, wie sie in seiner Arbeit gefunden werden. Jedem, der einigermaßen mit dem Bau des Nervensystems bekannt ist, genügt es, sich durch einen Blick auf die der Arbeit beigegebenen Zeichnungen, ohne weitere Berücksichtigung des Textes, von der Richtigkeit des Gesagten zu überzeugen. Leider ist es jedoch stets der

Fall, daß der weniger Wissende proportional seiner Unkenntnis eine größere Sicherheit an den Tag legt.

Goldschmidt findet, daß der Hauptfehler Deinekas darin besteht, daß er zum Studium der äußerst schwierigen Histologie des Nervensystems der Nematoden die intravitale Färbung mit Methylenblau, eine »nicht specifische Methode« angewandt hat. Er weist darauf hin, daß Deineka alles, was mit Methylenblau tingiert war, für Teile des Nervensystems gehalten hat. Fernerhin behauptet er, daß die von Deineka beschriebenen Geflechte, in denen die sensiblen Nervenfasern in den Papillen endigen, nichts andres darstellen als ein Netz des subcuticularen Gewebes, welches in Methylenblau gefärbt und durch die Fixierung des Objekts in Ammoniumpikrat maceriert worden war, wobei er vollkommen vergißt, daß Deineka das Methylenblau vermittels molybdänsaurem Ammonium fixiert hat. Nicht genug daran, macht Goldschmidt Deineka den Vorwurf einer oberflächlichen Untersuchung und behauptet, daß die von Deineka beschriebenen motorischen Zellen, gleichwie die motorischen Endapparate nicht vorhanden und tatsächlich nur Gliafasern sind u. a. m. Kurz, Goldschmidt annulliert ohne jegliche Begründung sämtliche Beobachtungen von Deineka. Goldschmidt hat sich durch seine Ausfälle gegen Deineka so weit hinreißen lassen, daß er vollkommen außer acht gelassen hat, welche glänzenden Resultate G. Retzius bei Anwendung der Methylenblaufärbung für die Erforschung des Nervensystems verschiedener wirbelloser Tiere erzielt hat.

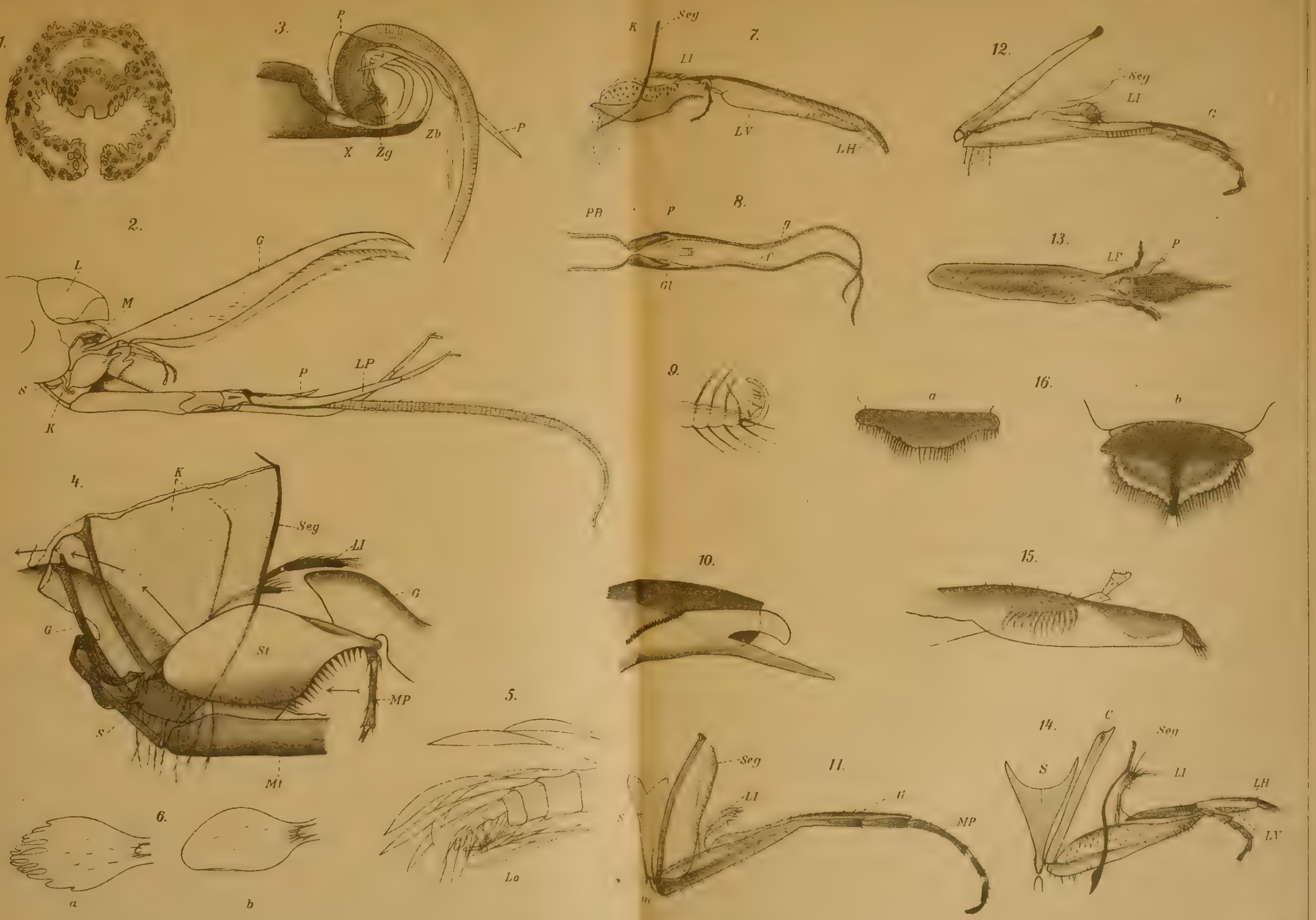
Beim Lesen dieser gegen die Arbeit von Deineka gerichteten Ausführungen wird jedermann davon überzeugt sein, daß Goldschmidt selber für seine Untersuchungen wahrscheinlich eine besondere Methode, welche ihm die Möglichkeit in die Hand gibt, eine elective Färbung der Nervenelemente zu erhalten, eine unvergleichlich vollkommenere Methode als das Methylenblauverfahren angewandt hat. Nachdem jedoch der Leser die Methode, welcher sich Goldschmidt bedient hat, erfahren, wird er arg enttäuscht sein und unwillkürlich an der Richtigkeit der Ausfälle dieses Forschers zweifeln. Letzterer hat folgendes Verfahren für die Färbung des Nervensystems angewandt: »Ich bringe die Präparate für 6—8 Stunden in Nissls Seifenmethylenblau in den Brutschrank von 60°, spüle dann ab und stecke sie in ausgestreckter Lage ins Waschbecken und härte sie hier mit steigendem Alkohol, übertrage sie dann in Nelkenöl, in dem sie bleiben, bis keine Farbe mehr extrahiert wird (2—3 Tage) . . . . in einem solchen Präparat treten die Ganglienzellen je nach ihrem Gehalt an Tigroidsubstanz dunkel oder hellblau hervor und heben sich von dem gelben Ton des Hautmuskelschlauches ab. Alle Kerne sind intensiv blau, aber auch die vier Körperlinien nehmen Farbe an. Die Nervenfasern bleiben ungefärbt, treten aber meist durch ihre scharfen Konturen deutlich hervor. Die in der Subcuticula verlaufenden erscheinen als ausgesparte, weiße Streifen auf hellblauem Grunde.«

Goldschmidt ist dermaßen befangen, daß er sich darüber wundert, daß es ihm gelungen ist, solch glänzende Resultate nicht an frisch konserviertem, sondern nur an altem Spiritusmaterial, welches »zu Kurszwecken in jedem Institut vorhanden ist« zu erhalten: »Merkwürdig ist nur, daß solche Totalpräparate nicht an frisch konserviertem Material zu erhalten sind. Sie gelingen nur an altem Spiritusmaterial, wie es zu Kurszwecken in jedem Institut vorhanden ist.« Ist es nun nach dieser Angabe möglich mit dem Autor zu streiten!? Wie schön muß die Methode sein, welche nur an altem Spiritusmaterial, dessen Zubereitung nicht mitgeteilt, das daher auch nicht nachzuprüfen ist, ausgezeichnete Erfolge erzielt!

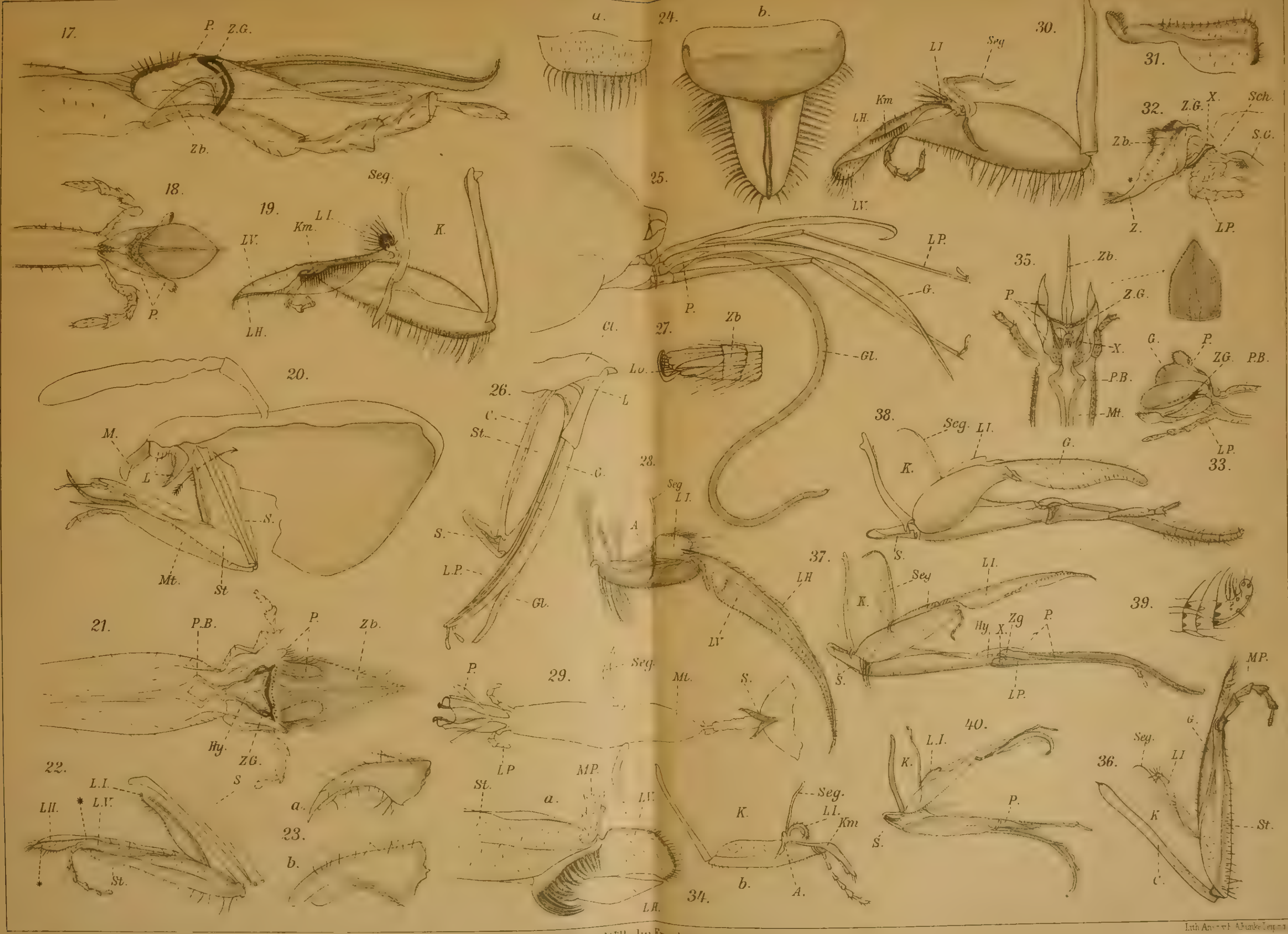
Nach der Anwendung des angegebenen Verfahrens verwirft Goldschmidt, welcher augenscheinlich sehr wenig Erfahrung in der Erforschung des Nervensystems hat, leichten Sinnes die tatsächlich interessanten und äußerst gewissenhaft und sorgfältig ausgeführten Untersuchungen von Deineka. Dazu bedarf es einer großen Rücksichtslosigkeit, ja noch mehr als solcher. Für jeden, der sich mit den Untersuchungsmethoden des Nervensystems beschäftigt hat und dieselben überhaupt kennt, ist es hieraus klar, warum Goldschmidt die Resultate nicht erzielen konnte, welche Deineka erzielt hat. Es ist vollkommen natürlich, daß Goldschmidt weder die sensiblen noch die motorischen, von Deineka beschriebenen Apparate hat sehen können, und daß er sie überhaupt nie sehen wird, solange er sich seiner Methode bedienen wird, aus dem einfachen Grunde, daß die Nervenfasern und zumal die feinsten Verzweigungen, wie es der Autor selbst eingesteht, sich bei Anwendung seiner Methode nicht färben und sich deshalb der Beobachtung entziehen. Ebenso war er nicht imstande die verschiedenen Typen der sensiblen und motorischen Nervenzellen, welche Deineka ausführlich beschreibt, wahrzunehmen, da dieselben nur vermittels eines tatsächlich electiven Verfahrens, wie es die Methylenblaufärbung ist, festgestellt werden können. Die Präparate von Deineka habe ich selber sorgfältig durchgesehen. Ich denke, daß Goldschmidt es nicht absprechen wird, daß ich, welcher sich mehr als 20 Jahre mit dem Studium des Nervensystems befaßt und die Färbungsverfahren desselben beherrscht, es doch gelernt habe, die Nervenelemente von andern Gewebselementen — Netzen des subcuticularen Gewebes, Gliafasern u. a. — zu unterscheiden. DEINEKA hat außerdem seine Präparate S. RAMÓN-CAJAL demonstriert, welcher dieselben für sehr interessant erklärte und sich zu denselben weit günstiger verhielt als GOLDSCHMIDT. Ich zweifle durchaus nicht daran, daß in der nächsten Zukunft es sich endgültig entscheiden wird, wer recht hat: DEINEKA oder GOLDSCHMIDT. Ich habe mich durchaus nicht darüber gewundert, daß GOLDSCHMIDT, welcher offenbar mit den Untersuchungsverfahren des Nervensystems wenig vertraut ist, eine schlechte Arbeit über das Nervensystem der Ascariden geschrieben hat. Mich setzte nur in Erstaunen der Ton und die Ungeniertheit, mit welcher er gegen fremde Untersuchungen auftrat, ohne die Berechtigung dazu durch Tatsachenbefunde zu bekräftigen. Nur dieses allein und nicht der Wunsch, die Arbeit von DEINEKA, welche keiner Verteidigung bedarf, zu verteidigen, veranlaßte mich, diese Bemerkung zum »Nachtrag bei der Korrektur« von GOLDSCHMIDT niederzuschreiben.

St. Petersburg, im Juni 1908.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

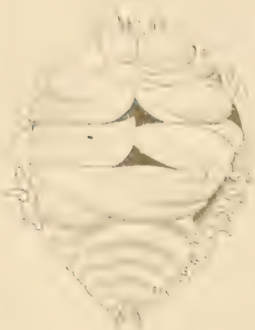

1.
3.
P
P
X
Zg
Zb
2.
L
M
G
S
K
P
LP
4.
K
Seg
LI
G
G
St
S
MP
Mt
5.
Lo
6.
a
b
7.
K
Seg
LI
LV
LH
8.
PB
P
g
f
Gl
9.
10.
11.
Seg
LI
G
MP
S
m
12.
Seg
LI
G
13.
LP
P
14.
C
Seg
S
LI
LH
LV
15.
16.
a
b

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

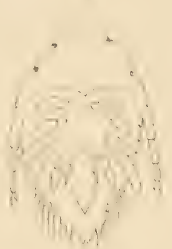

17.
P.
Z.G.
Zb.
a.
24.
b.
30.
31.
LI
Seg
Km
LH.
LV.
32.
Z.G.
X.
Sch.
Zb.
S.G.
Z.
LP.
18.
P.
19.
Seg.
L I.
Km.
K.
LV.
LH.
25.
LP.
P.
G.
35.
Zb.
P.
Z.G.
X.
P.B.
Mt.
G.
P.
ZG.
PB.
LP.
33.
Gl.
27.
Zb
Lo.
Gl.
20.
26.
L
C.
St.
G.
S.
LP.
Gl.
M.
L
S.
Mt.
St
28.
Seg
LI.
A
LH
LV
38.
Seg.
LI.
K.
G.
S.
37.
K.
Seg
LI.
Hy.
X.
Zg
P.
S.
LP.
39.
21.
P.B.
P.
Zb.
Hy.
ZG.
S
29.
P.
Seg.
Mt.
S.
LP
MP.
22.
LI.
*
LV.
LII.
*
St.
a.
23.
b.
St.
a.
MP.
LV.
LH.
34.
b.
K.
Seg.
LI.
Km
A.
40.
K.
L.I.
P.
S.
36.
Seg.
LI
K
C.
G.
St.
MP.

Lith Anst v E.A.Funke Leipzig

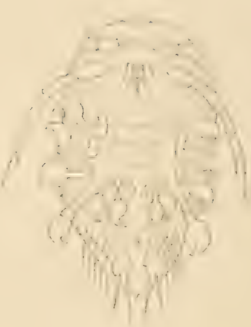
2.



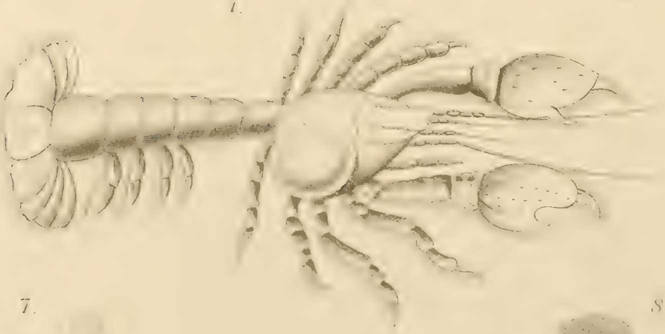
3.



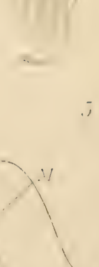
4.



1.

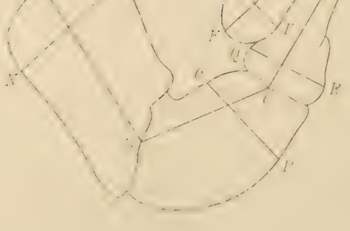


7.

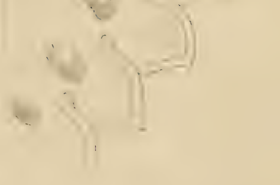


8.

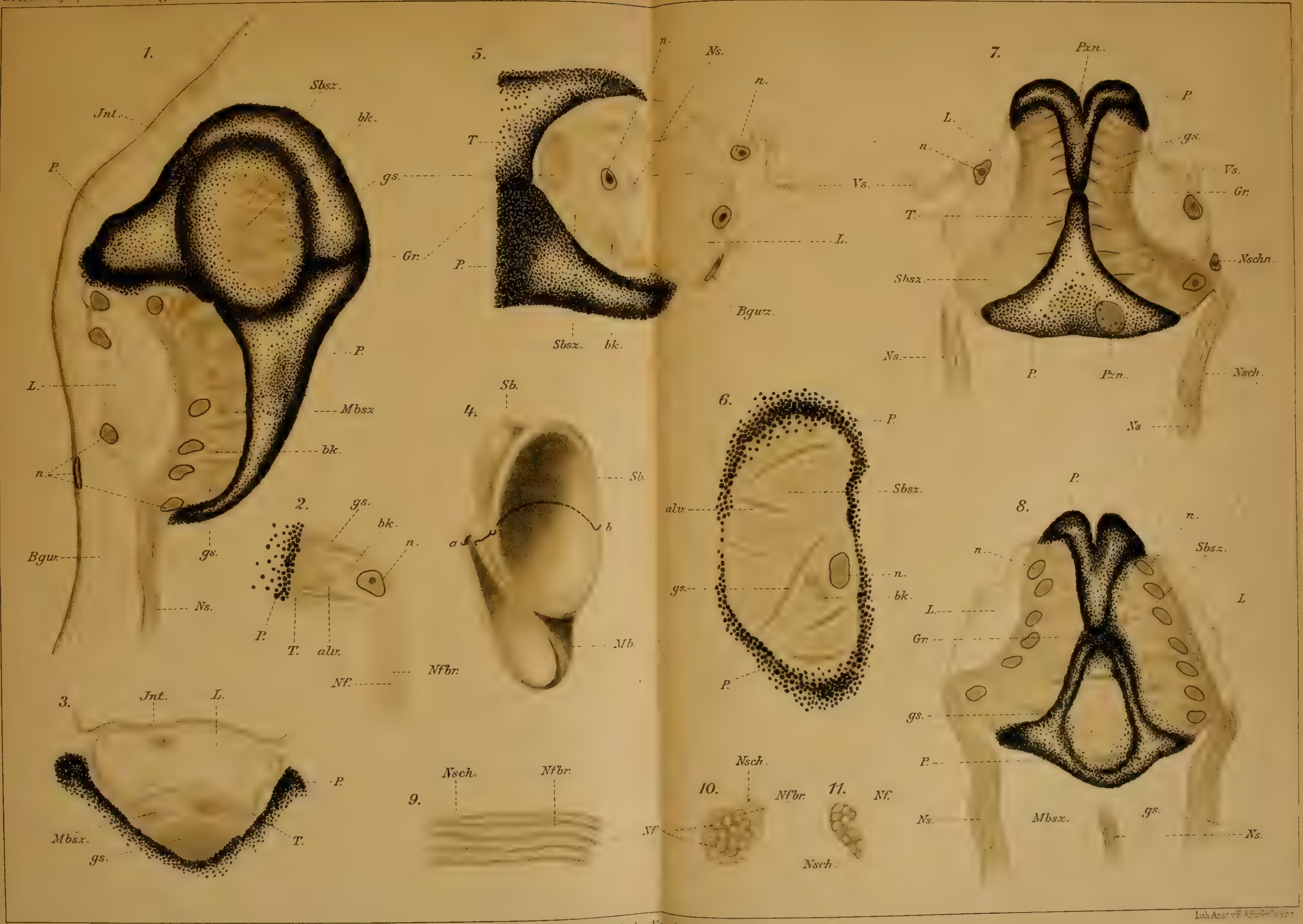
5.


A
M
N
S
G
D
T
F
Q
C
R
C
P

6.



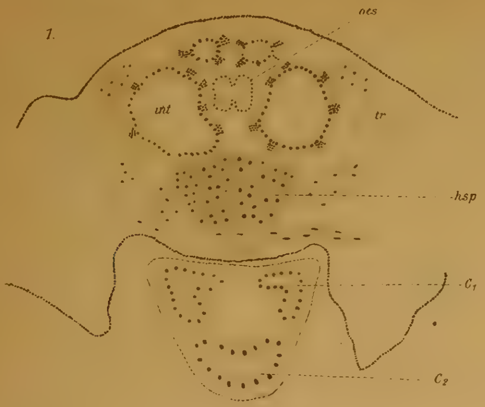
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig


1.
Jnt.
Sbsz.
bk.
P.
gs.
Gr.
L.
Mbsz
n.
Bgur.
gs.
Ns.
2.
gs.
bk.
n.
P.
T.
alv.
3.
Jnt.
L.
P.
Mbsz.
gs.
T.
4.
Sb.
a
b
Mb.
Nf.
Nfbr.
5.
n.
Ns.
T.
P.
Sbsz.
bk.
Vs.
L.
Bgurz.
6.
P.
Sbsz.
alv.
n.
gs.
bk.
7.
Pzn.
P.
L.
n.
gs.
Vs.
Gr.
T.
Nschn.
Sbsz.
Ns.
Pzn.
Nsch.
Ns
8.
P.
n.
Sbsz.
L
Gr.
gs.
Mbsz.
Ns.
9.
Nsch.
Nfbr.
10.
Nsch.
Nfbr.
Nf.
11.
Nf.
Nsch.

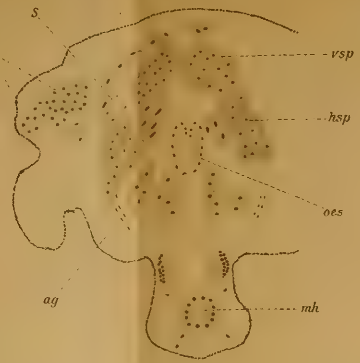
Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

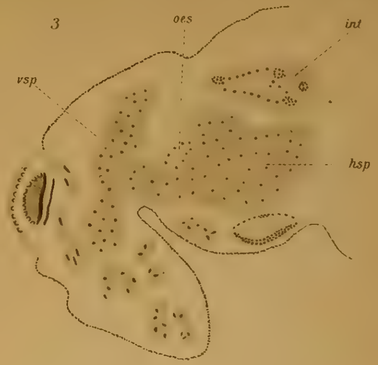
1.


oes
int
tr
hsp
C_1
C_2

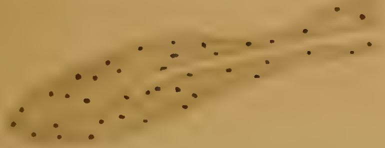
2


S.
L
vsp
hsp
oes
ag
mh

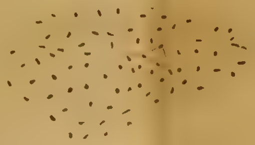
3


oes
int
vsp
hsp

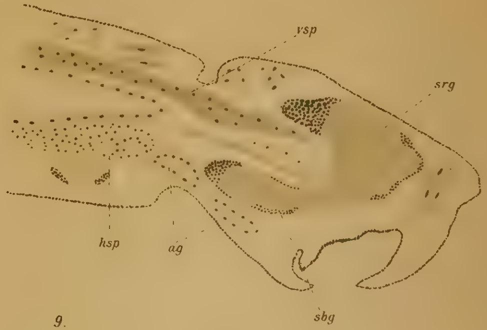
4



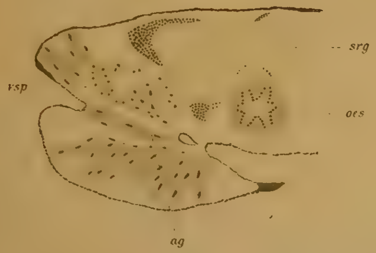
5.



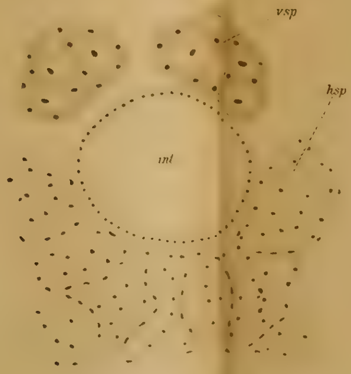
6.


vsp
srg
hsp
ag
sbg

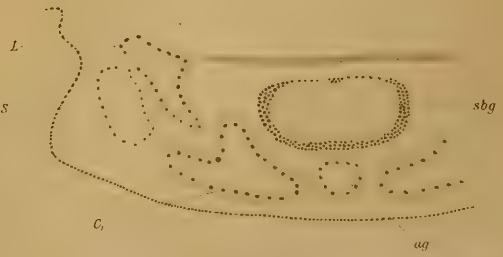
7.


srg
vsp
oes
ag

8.



9.

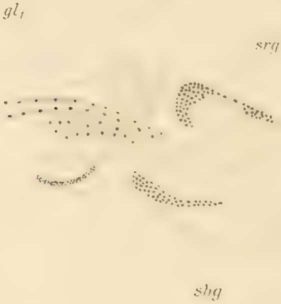


Philiptschenko gez.

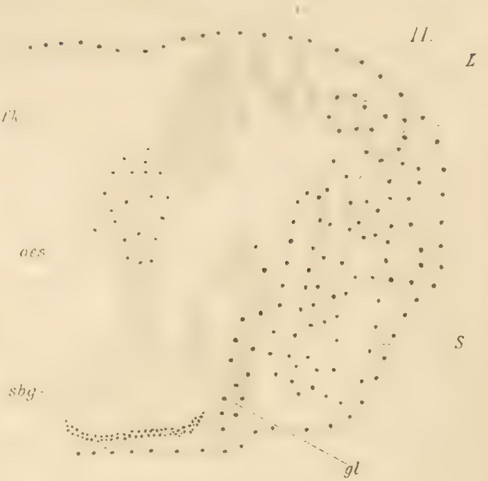
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

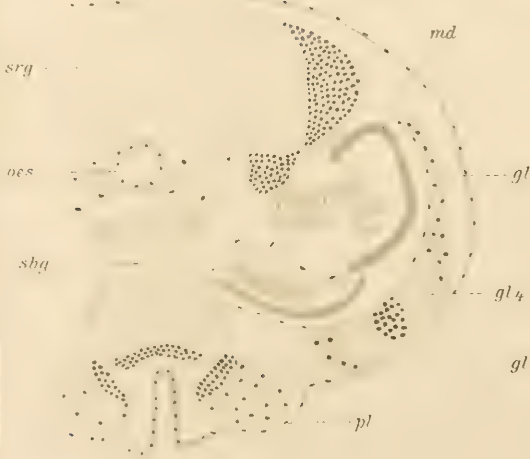
10.



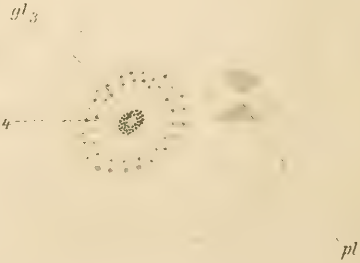
11.


L
fk
oes
S
sbg
gl

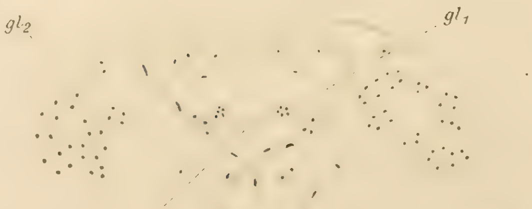
12


md
srg
oes
gl3
sbg
gl4
pl

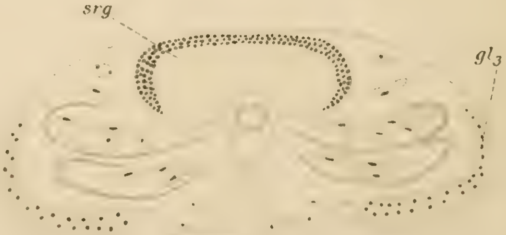
13.



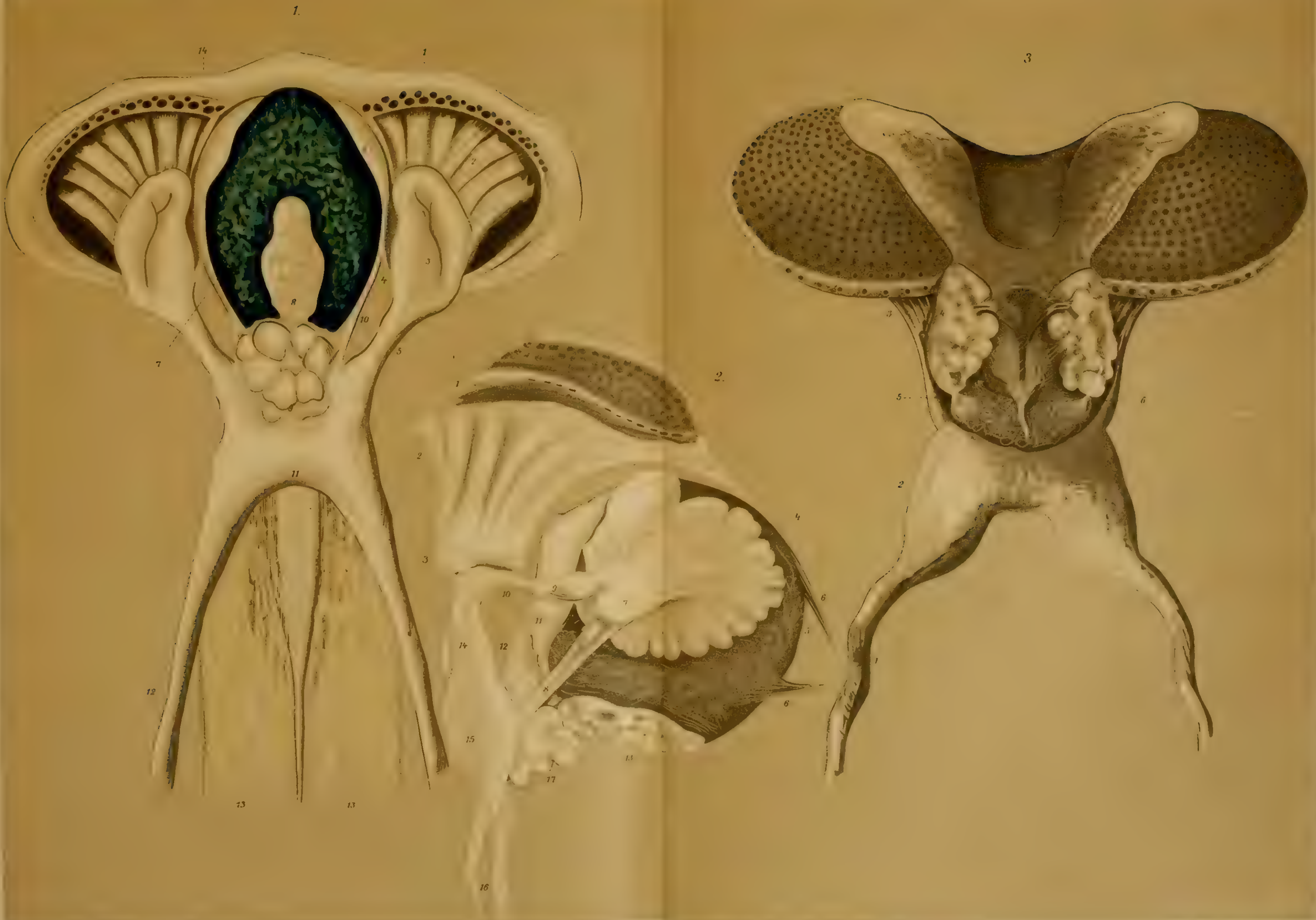
14.



15.



Philiptschenko gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v Johannes Arndt, Jena.

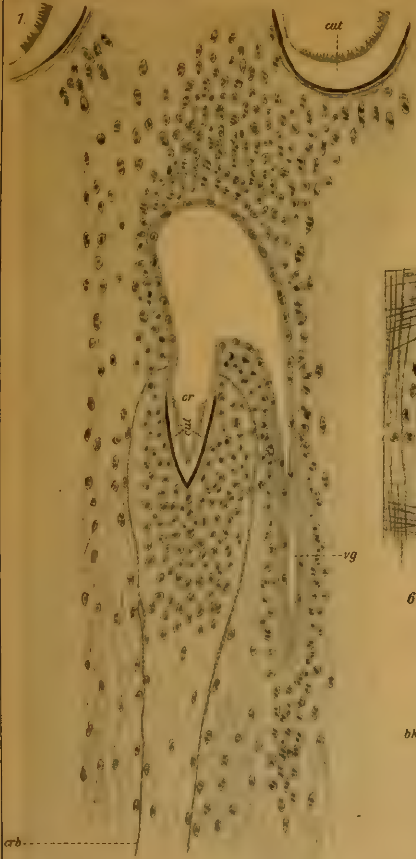

1.
14
1
2
3
4
8
10
5
7
11
12
13
13
2.
1
2
3
4
6
5
7
9
10
11
14
12
6
15
13
17
16
3
3
4
5
6
2
1

Wilh. Wenke, gez.

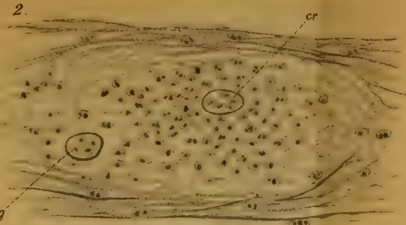
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

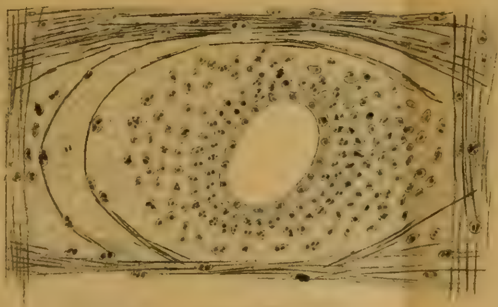
1.


cut
cr
cut
vg
crb

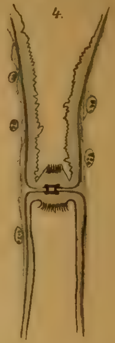
2.



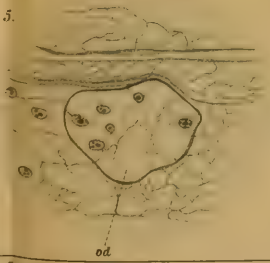
3.



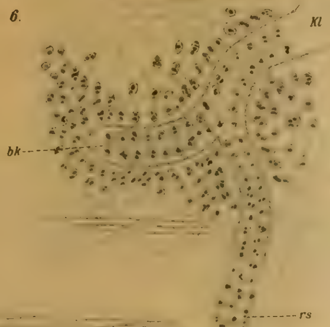
4.



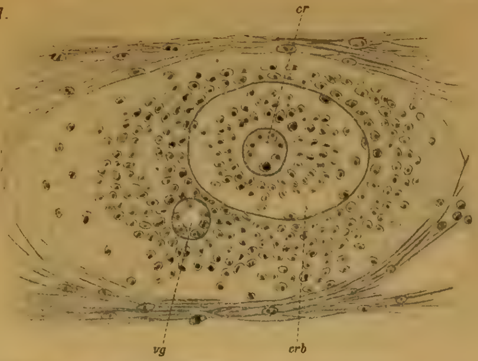
5.



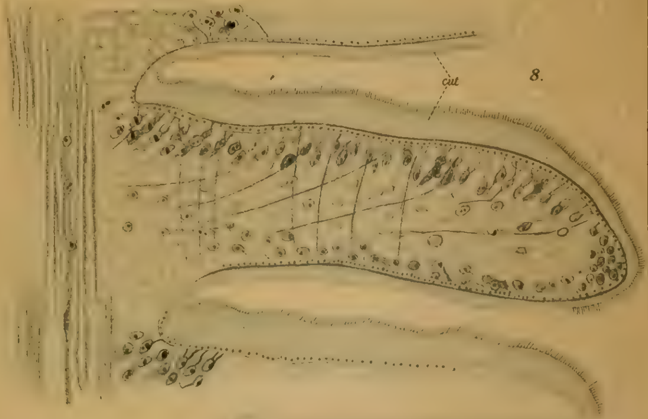
6.



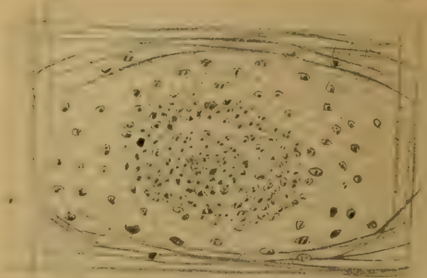
7.



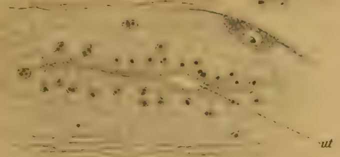
8.



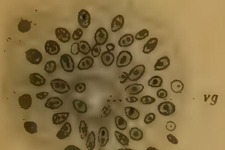
9.



10.

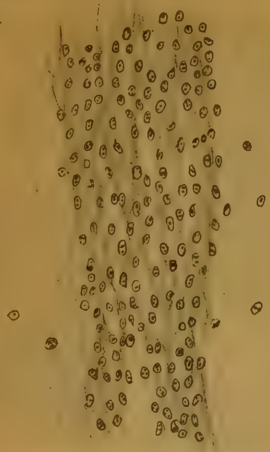


11.

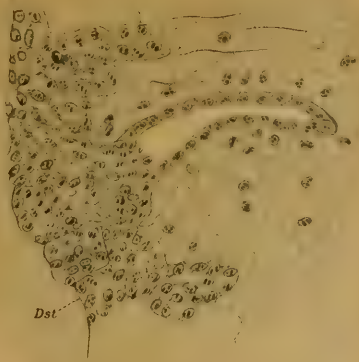


Balss gez.
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.
Lith. Anst. v Johannes Arndt, Jena.

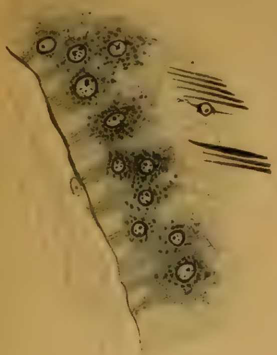
14.



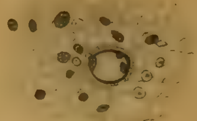
15.



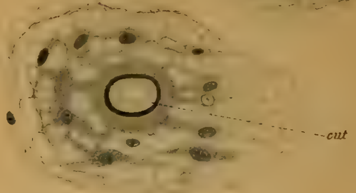
16



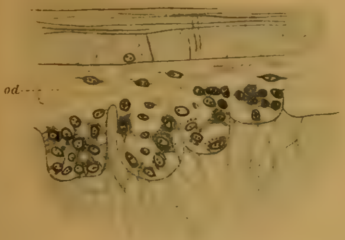
12



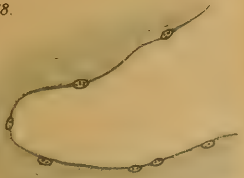
13.



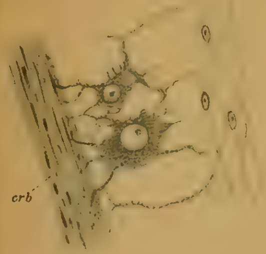
17.



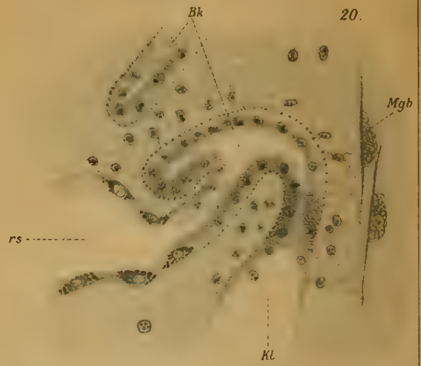
18.



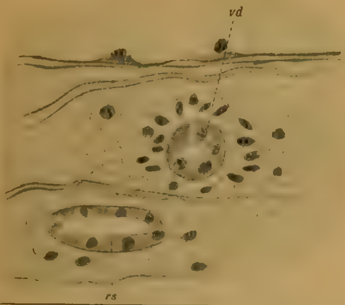
19.



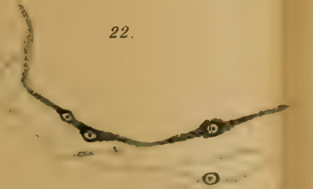
20.



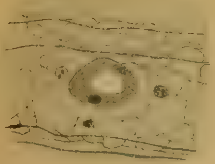
21.



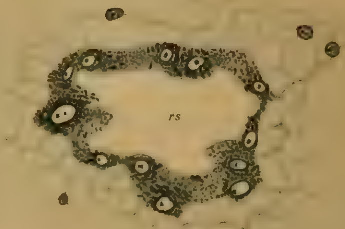
22.



24.

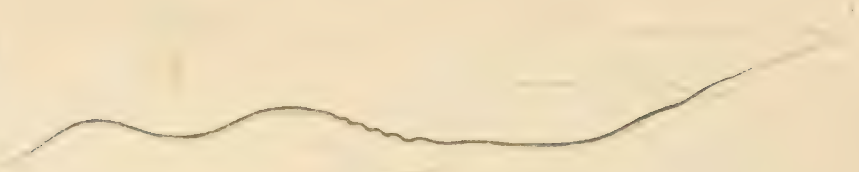


23.



Balss gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

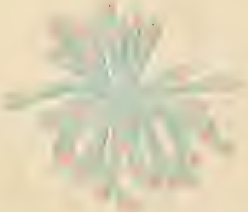
1



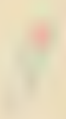
2

3

4

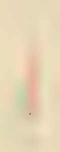


5

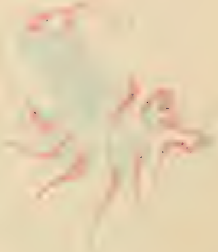


6

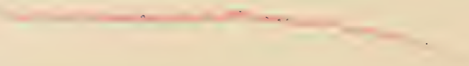
7



8.



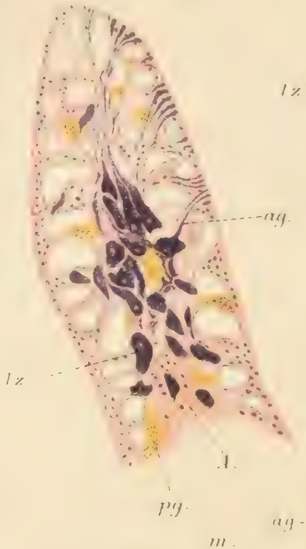
9



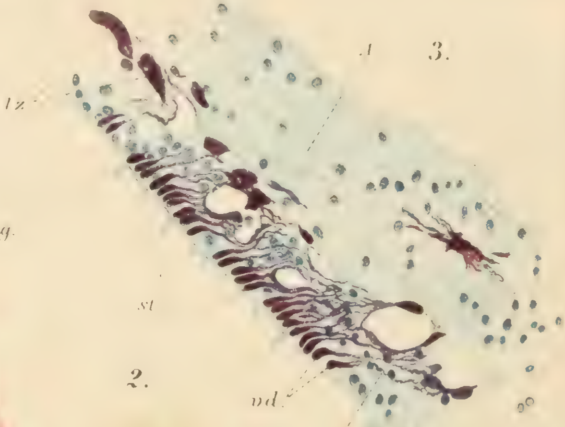
10

Wilhelm Engelmann

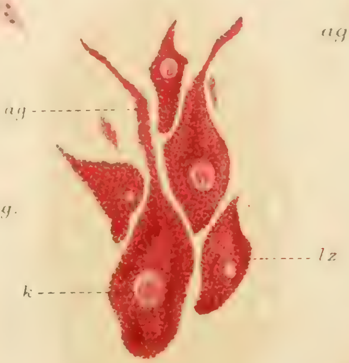
1.



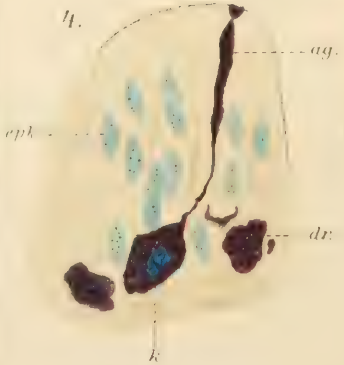
3.



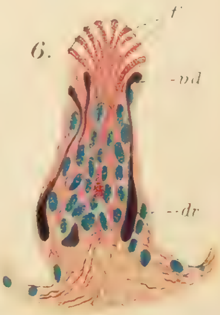
2.



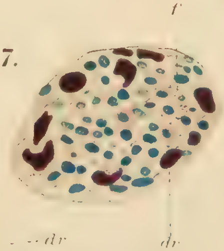
4.



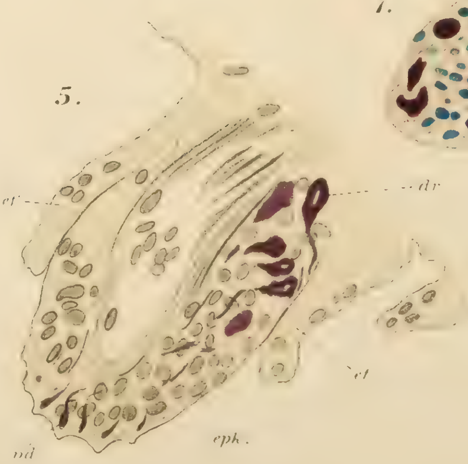
6.



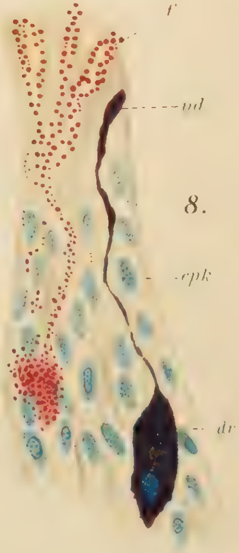
7.



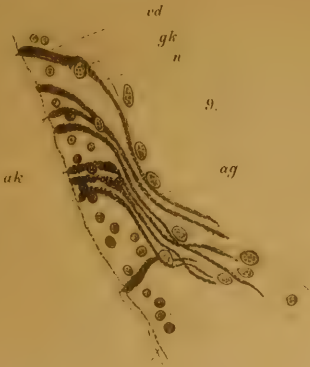
5.

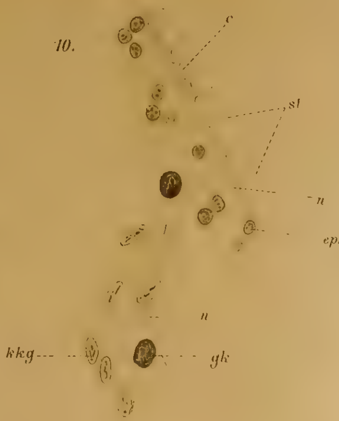

dr
et
et
vd
eph.

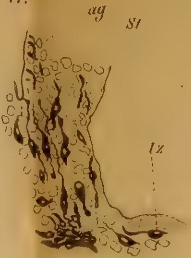
8.

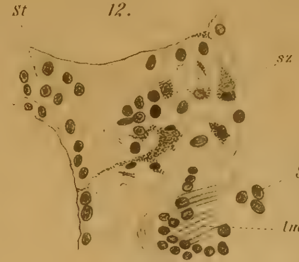


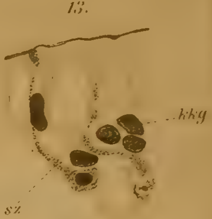
A Reichensperger gez.
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

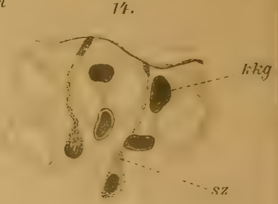

9.

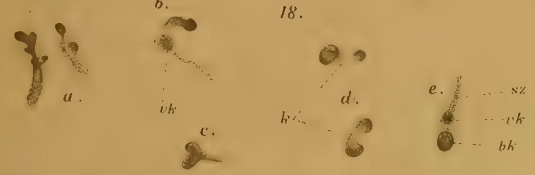

10.
c
st
n
epk
n
kkg
gk

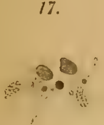

11.

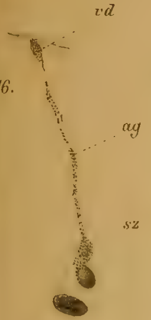

12.

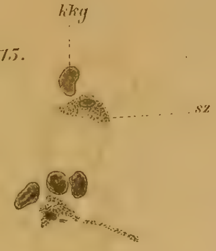

13.

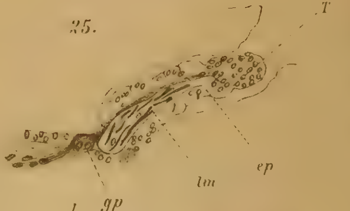

14.

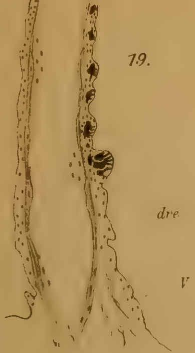

18.
k
c
bk
b.
a.
vk
c.
d.
k
e.
sz
vk
bk

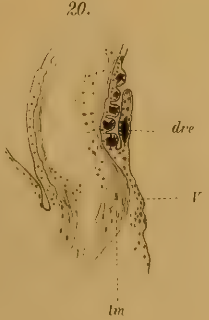

17.

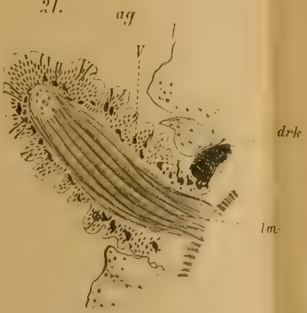

16.

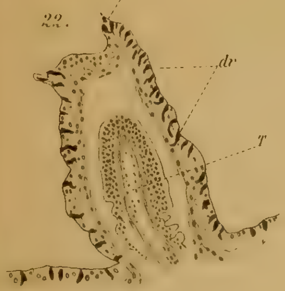

15.

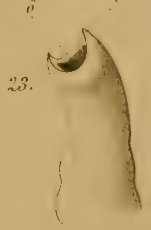

25.

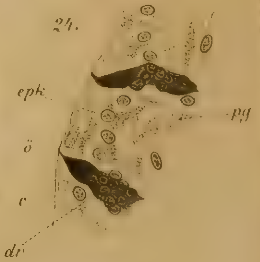

19.


20.


21.

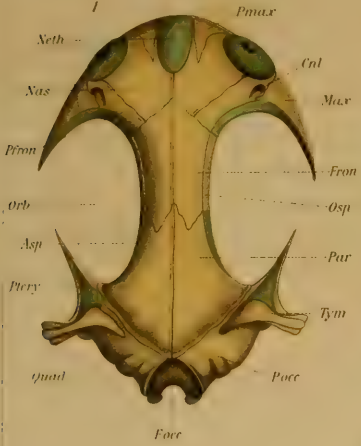

22.


23.

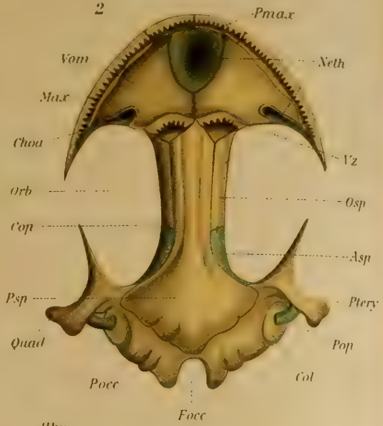

24.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

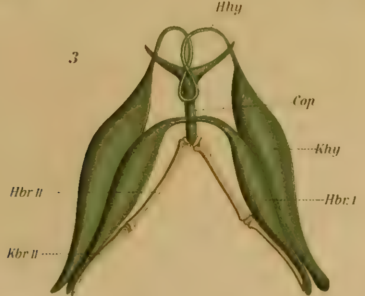
1


Pmax
Neth
Col
Nas
Max
Pfron
Fron
Orb
Osp
Asp
Par
Ptery
Tym
Quad
Pocc
Focc

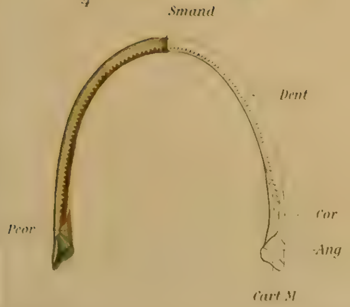
2


Pmax
Vom
Neth
Max
Choa
Vz
Orb
Osp
Cop
Asp
Psp
Ptery
Quad
Pop
Pocc
Col
Focc

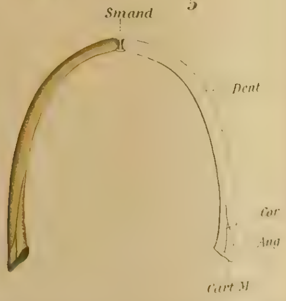
3


Hhy
Cop
Khy
Hbr II
Hbr I
Kbr II

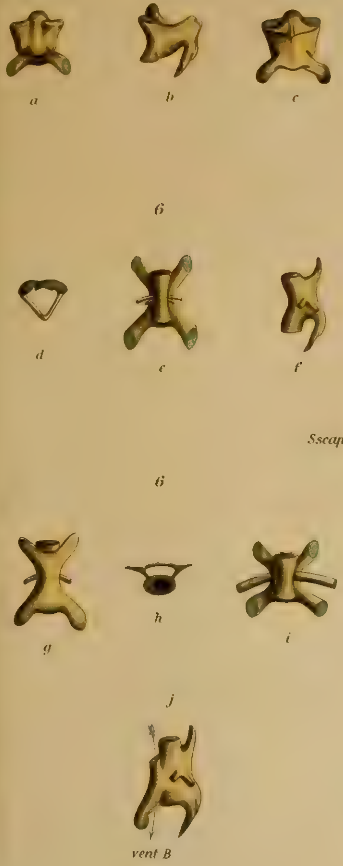
4


Smand
Dent
Cor
Pcor
Ang
Cart M

5


Smand
Dent
Cor
Ang
Cart M

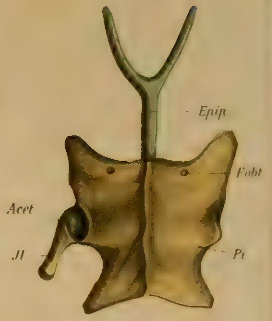
6


a
b
c
6
d
e
f
6
g
h
i
j
vent B

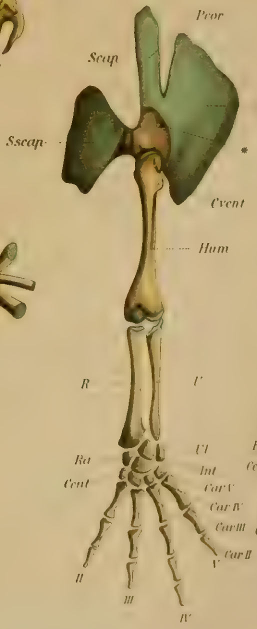
7

8

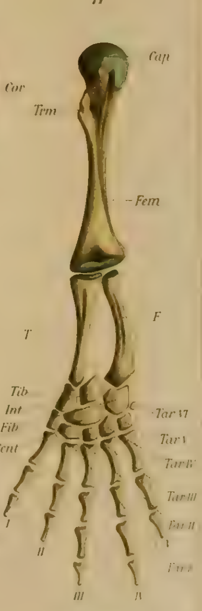
10

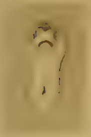

Epip
Fobt
Acet
Jl
Pt

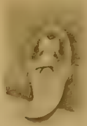
9

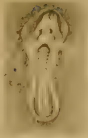

Pcor
Scap
Cor
Sscap
*
Cvent
Hum
R
U
Ra
Ul
Int
Cent
Car V
Car IV
Car III
Car II
V
II
III
IV

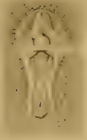
11


Cap
Trm
Fem
T
F
Tib
Int
Fib
Cent
Tar VI
Tar V
Tar IV
Tar III
Tar II
Tar I
I
II
III
IV
V

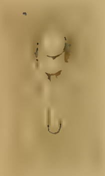
1


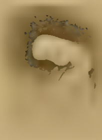
2


3


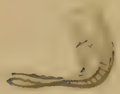
4


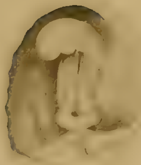
5

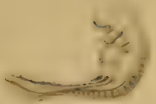
6


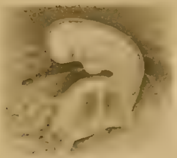
7


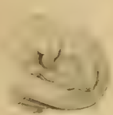
8

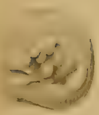
9


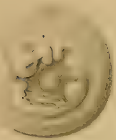
10


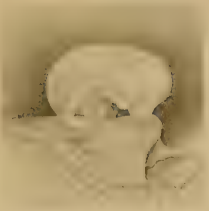
11


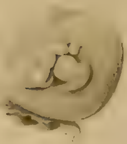
12


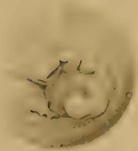
13


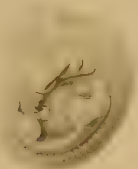
14


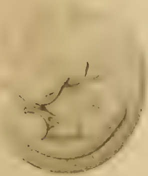
15


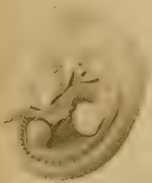
16


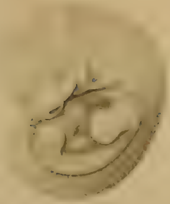
17


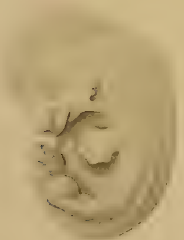
18


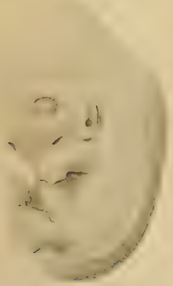
19


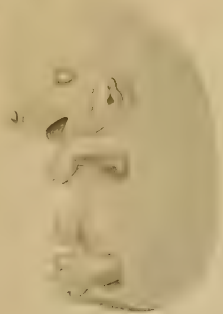
20


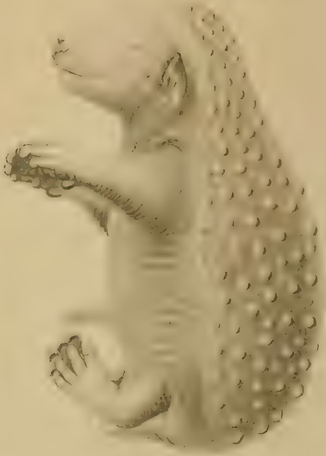
21


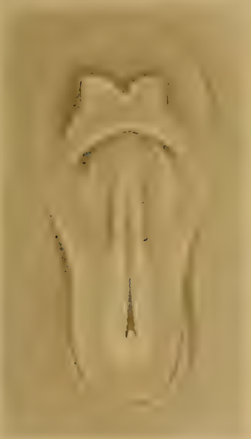
22


23


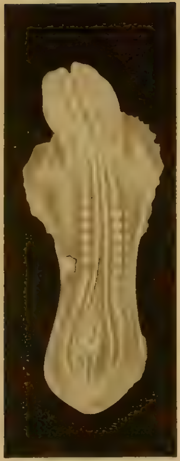
24


25


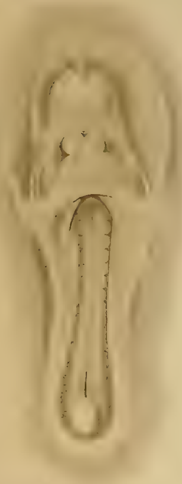
26




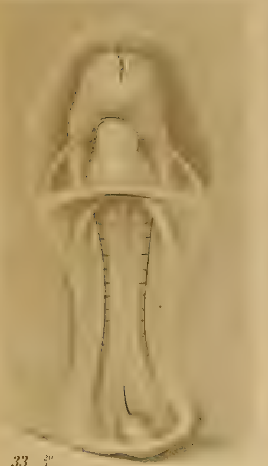
27 20/1



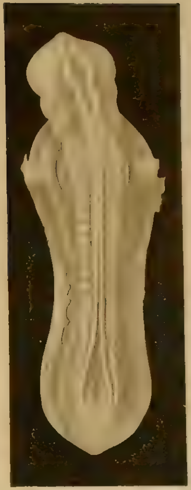
28 20/1



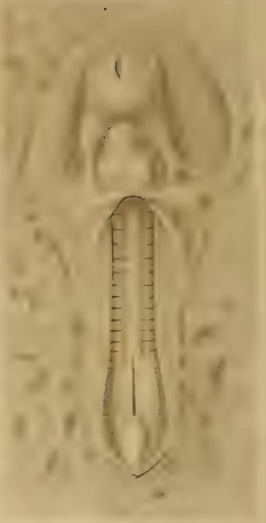
30 20/1



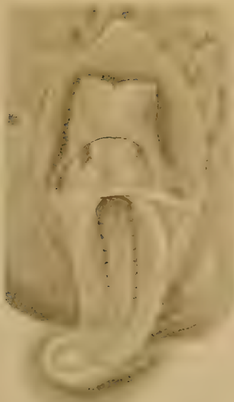
33 20/1



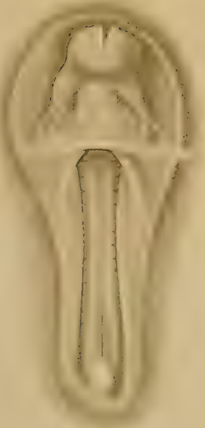
34 20/1



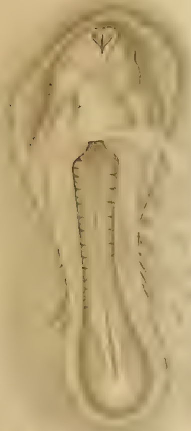
35 20/1



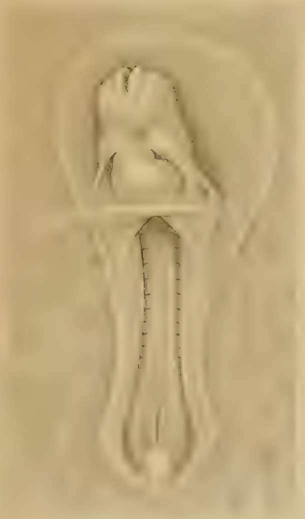
29 20/1



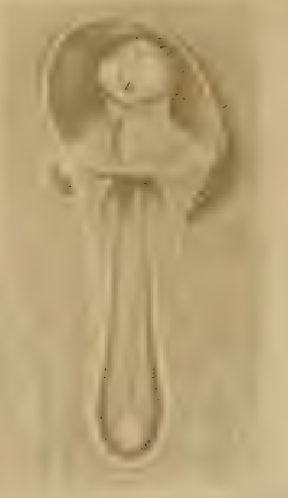
31 20/1



32 20/1

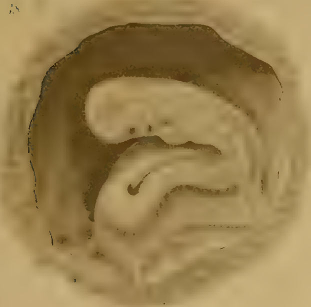


36 20/1

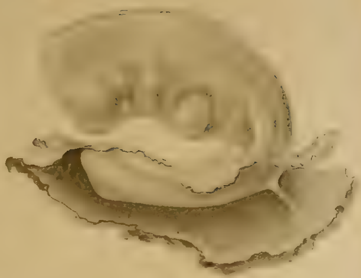


37 20/1

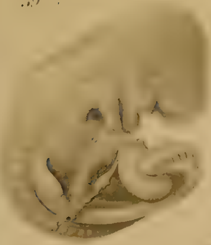
38



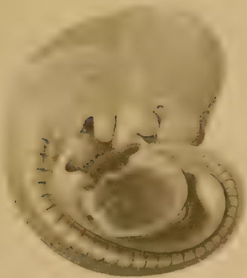
40



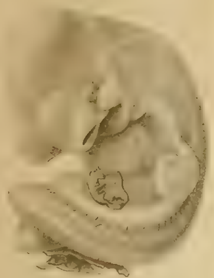
39



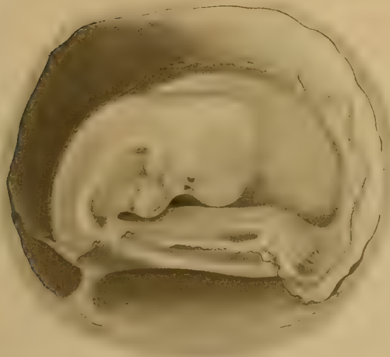
41



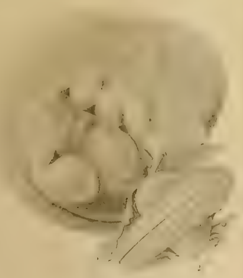
42



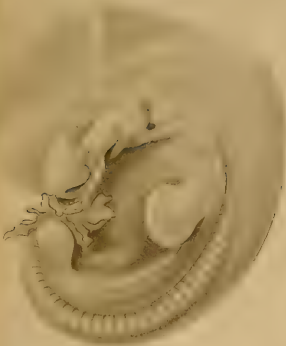
45



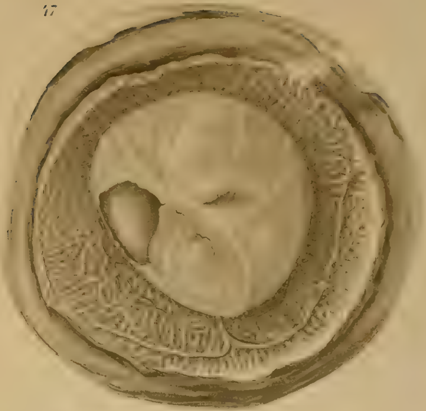
43



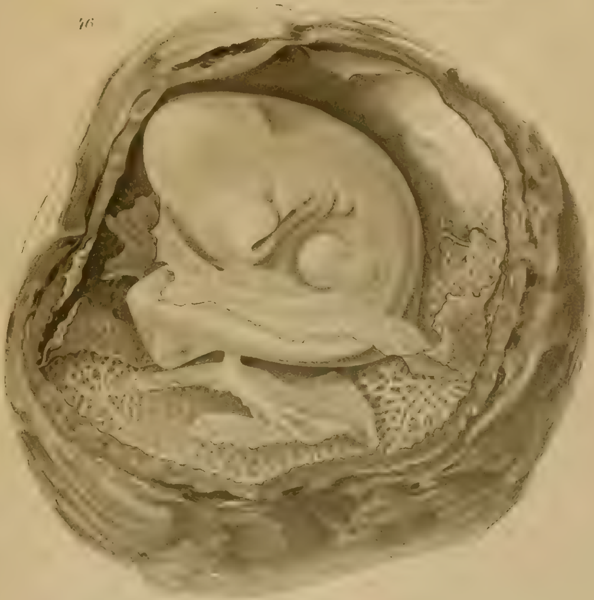
44

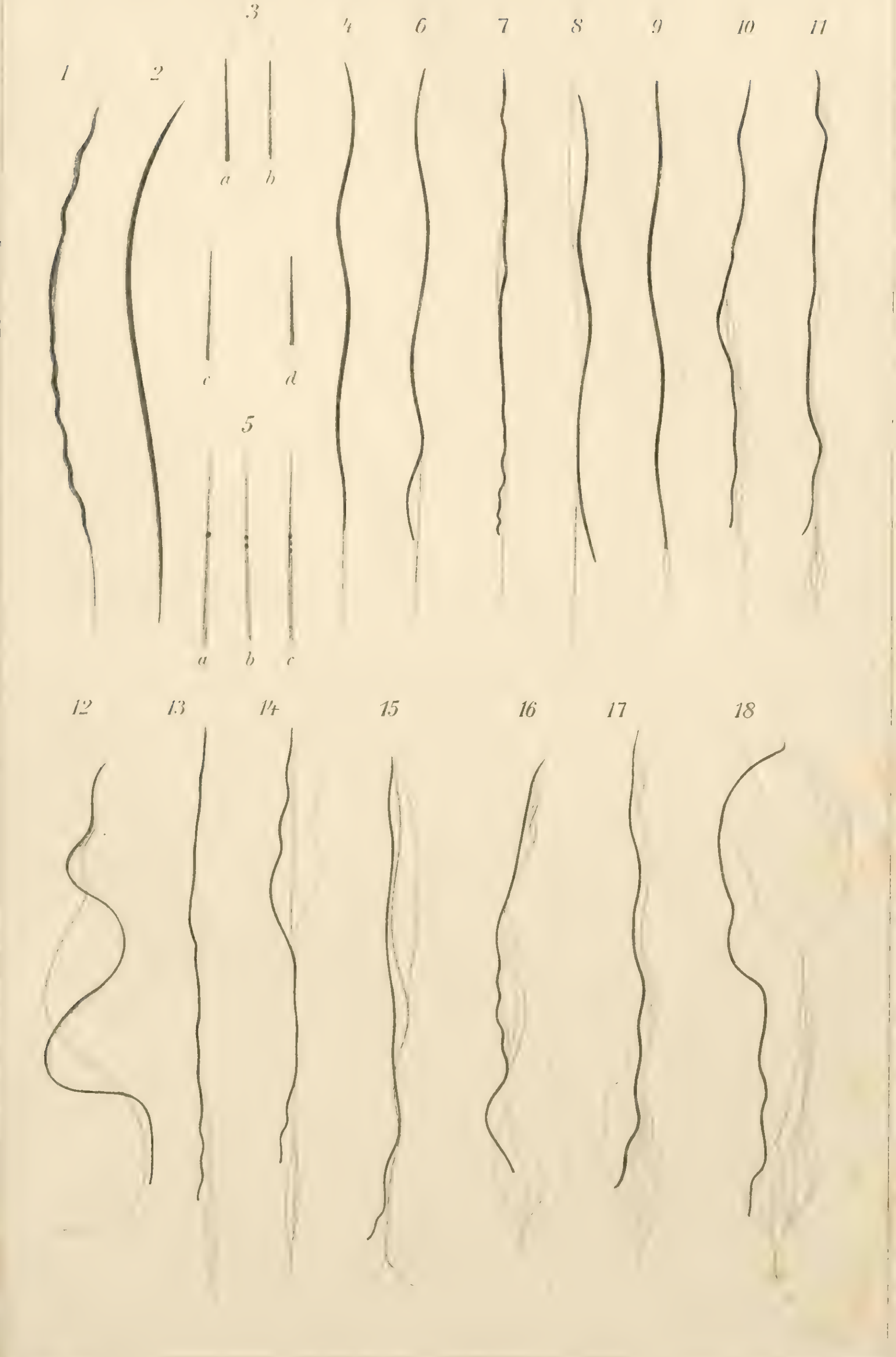


47



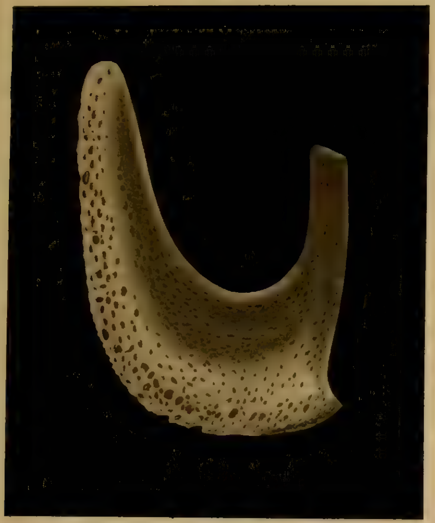
46



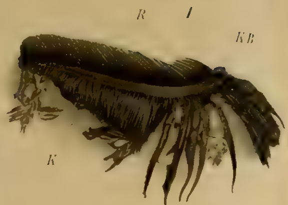

3
4
6
7
8
9
10
11
1
2
a
b
c
d
5
a
b
c
12
13
14
15
16
17
18

[illegible] del. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

3

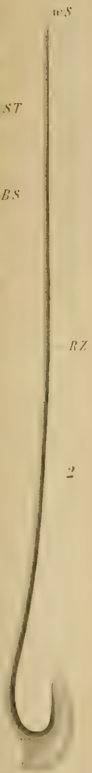


1

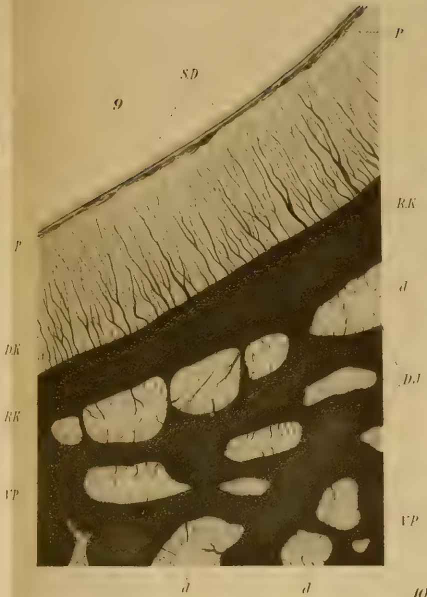


8

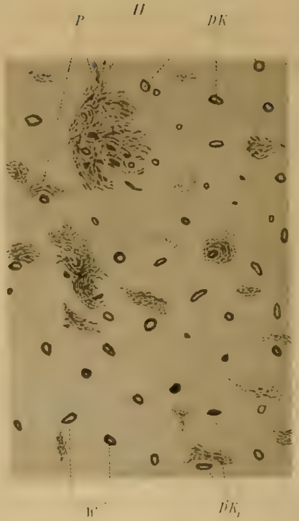
2



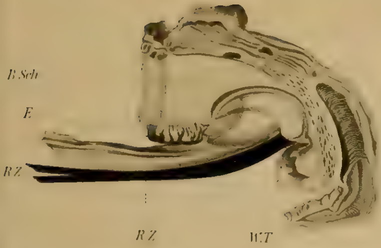
9


P
SD
RK
P
d
DK
DJ
RK
VP
VP
d
d

11

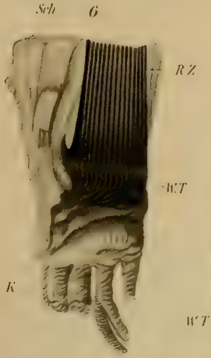


4

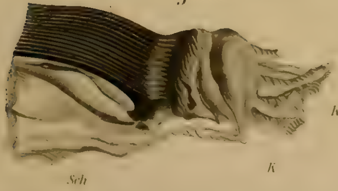

B.Sch
E
RZ
RZ
W.T

7

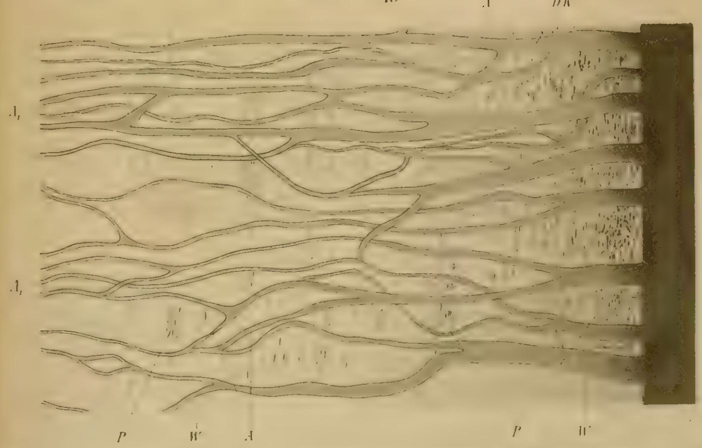
6



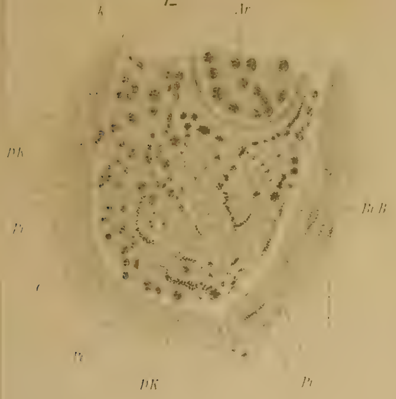
5



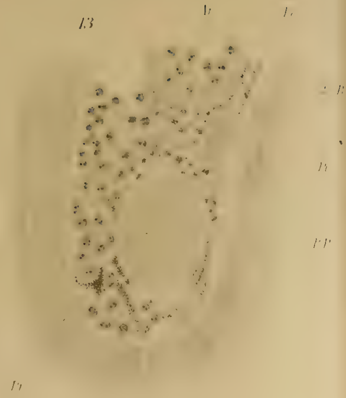
10


A
DK
A₁
A₁
P
W
A
P
W

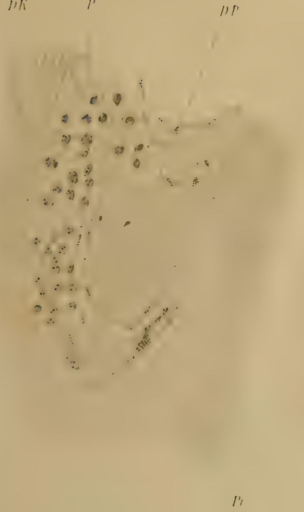
12


k
Ar
Pk
Pr
BcB
c
Pr
DK
Pr

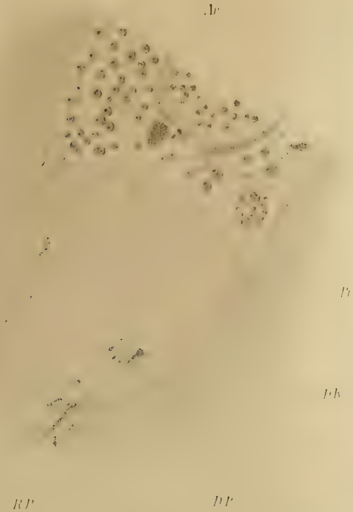
13


Ir
L
E
Pr
PP
Pr

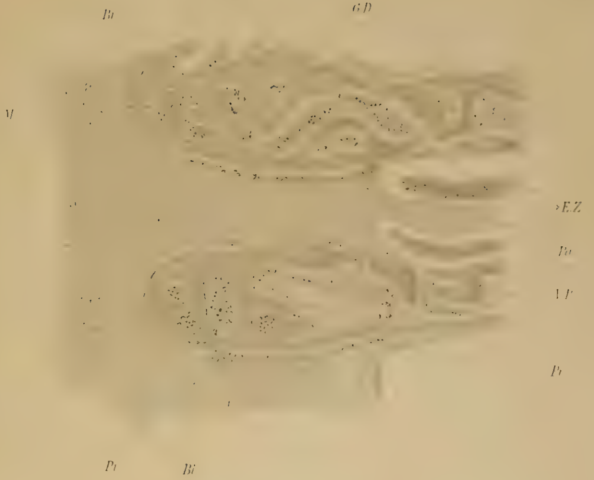
14



15


Ar
Pr
Pk
RP
DP

16


Bi
GD
M
EZ
Pa
VP
Pr
Pr
Bi

17

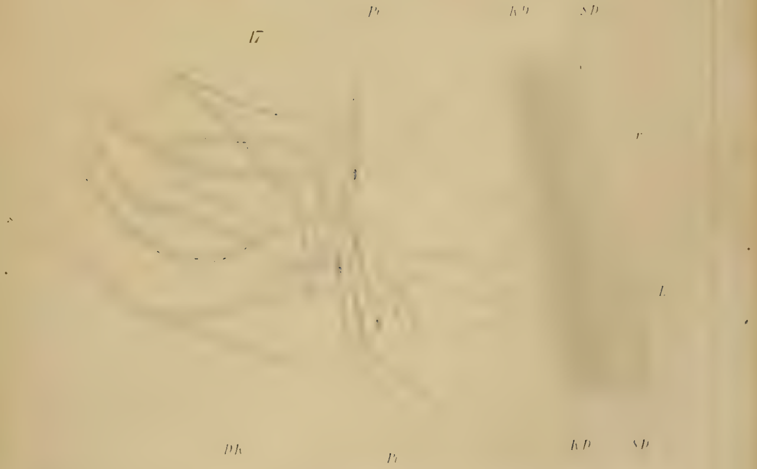

Pr
KD
SD
r
L
Dk
Pr
KD
SD

Fig. 1

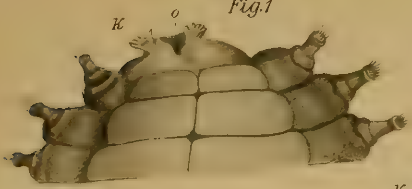


Fig. 2

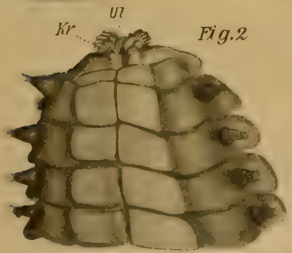


Fig. 3

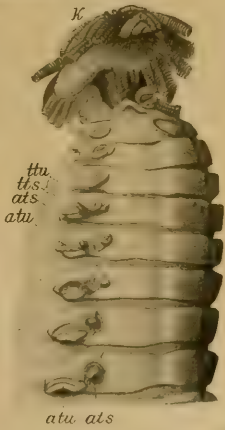

K
ttu
tts
ats
atu
atu ats

Fig. 4

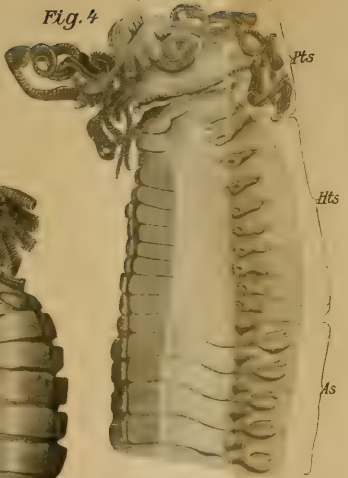


Fig. 5

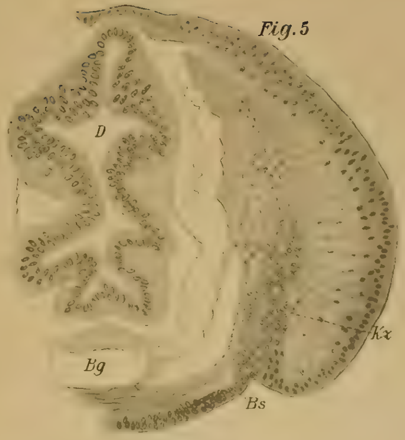


Fig. 6

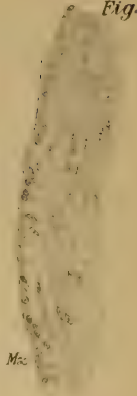


Fig. 7

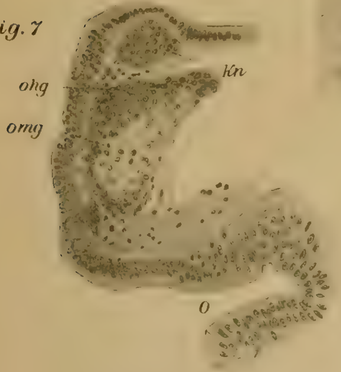


Fig. 8

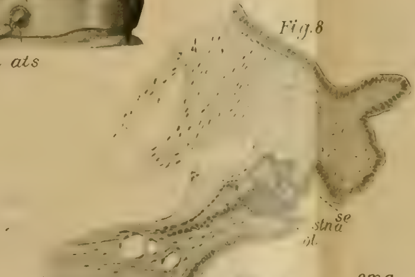


Fig. 9

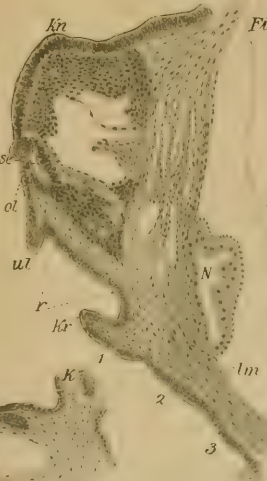

Kn
se
ol
ul
N
r
Kr
1
lm
2
3

Fig. 10

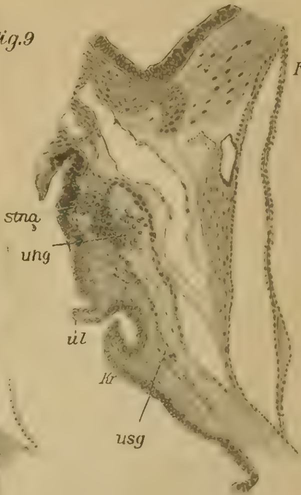
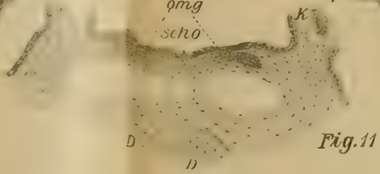

stna
uhg
ul
Kr
usg

Fig. 11


omg
scho
K
D
D

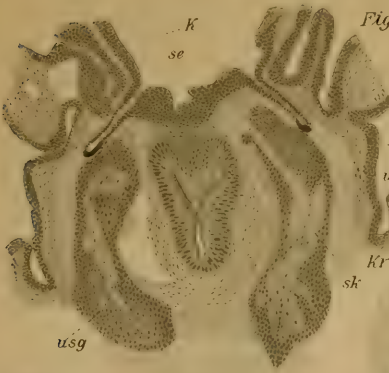


Fig.12

K
se
a
uhg
Kr
sk
usg

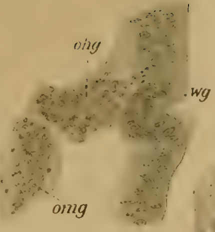


Fig.14

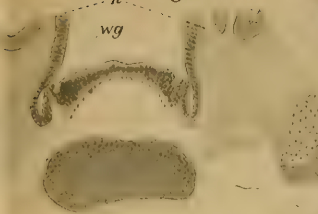


Fig.16

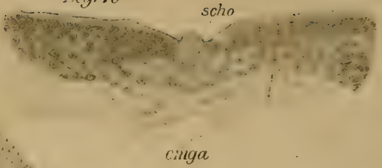


Fig.18

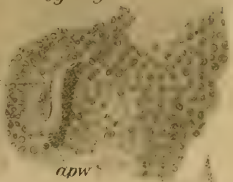


Fig.13

og
uhg
gk
ch
apw

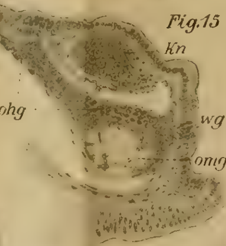


Fig.15

Kn
ohg
wg
omg

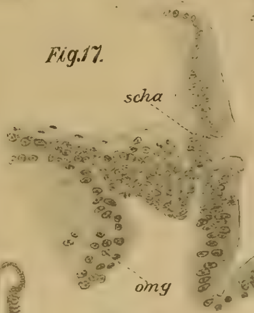


Fig.17.

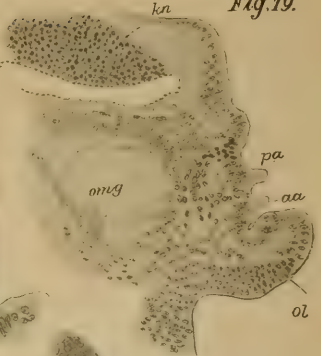


Fig.19.

kn
pa
aa
omg
ol

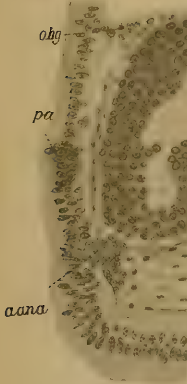


Fig.20

ohg
omg
pa
aana

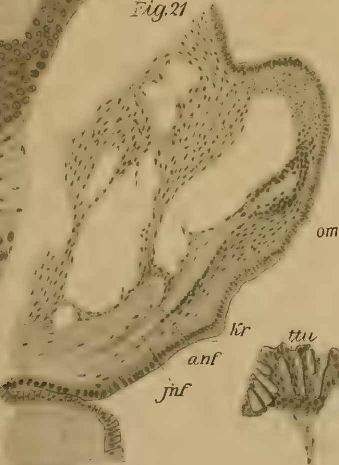


Fig.21

omg
Kr
anf
jnf

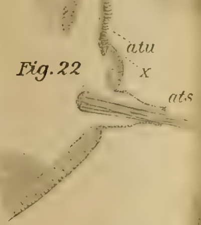


Fig. 22

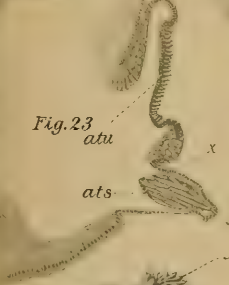


Fig.23

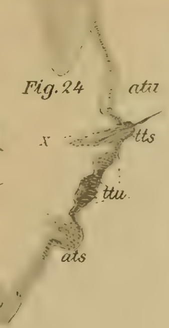


Fig.24

atu
x
tts
ttu
ats

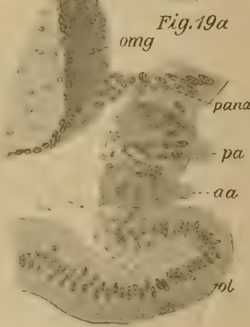


Fig.19a

omg
pana
pa
aa
ol

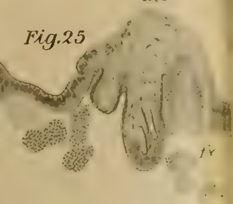


Fig.25

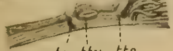


Fig.26

P. Ivanov.

Verlag von W. he gelmann in Leipzig.

Fig. 27

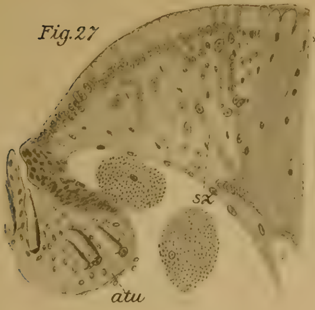


Fig. 28

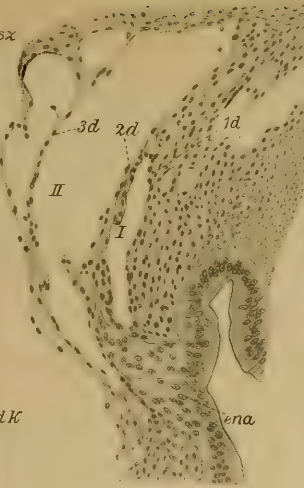

ph
3d
2d
1d
II
I
ena

Fig. 29

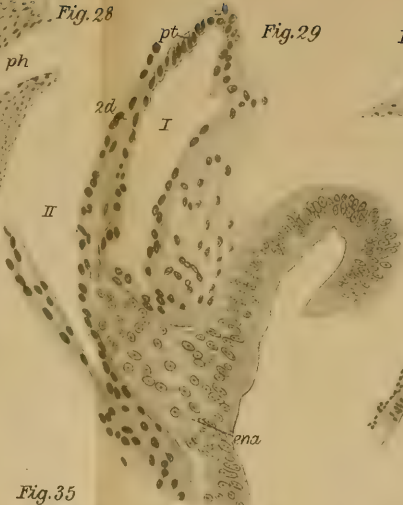

pt
2d
I
II
ena

Fig. 30

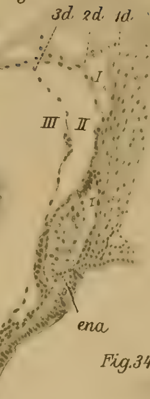

3d
2d
1d
I
III
II
I
ena

Fig. 33

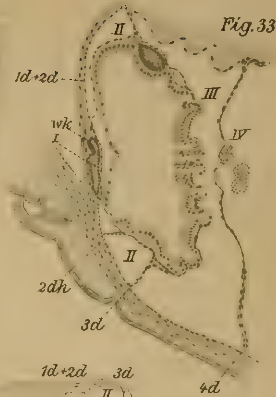

II
1d+2d
III
wk
I
IV
II
2dh
3d
4d

Fig. 31

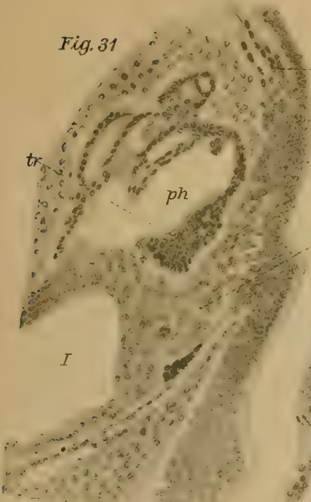

dK
tr
ph
ena
I

Fig. 32

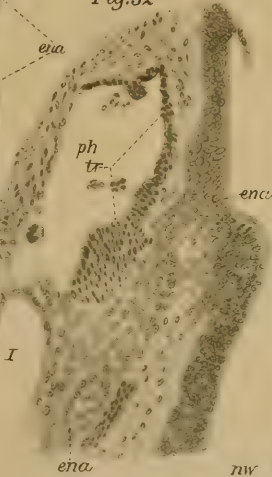

ph
tr
enc
I
ena

Fig. 35

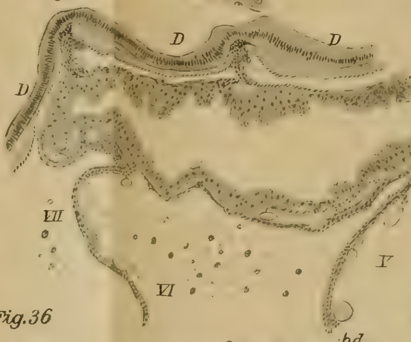

D
D
D
N
VII
VI
V
bd

Fig. 34

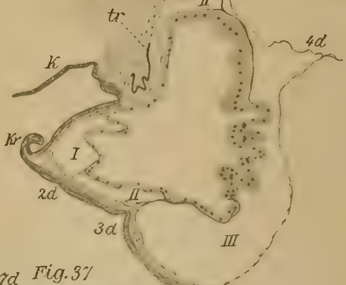

1d+2d
3d
II
tr
4d
K
Kr
I
2d
II
3d
III
4d

Fig. 37

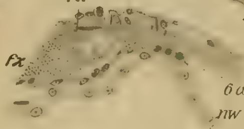


Fig. 36

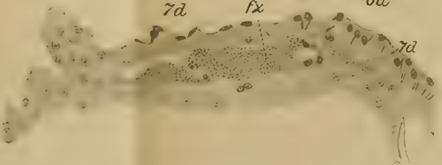
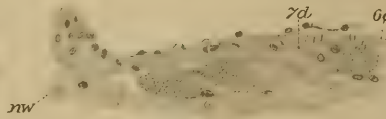
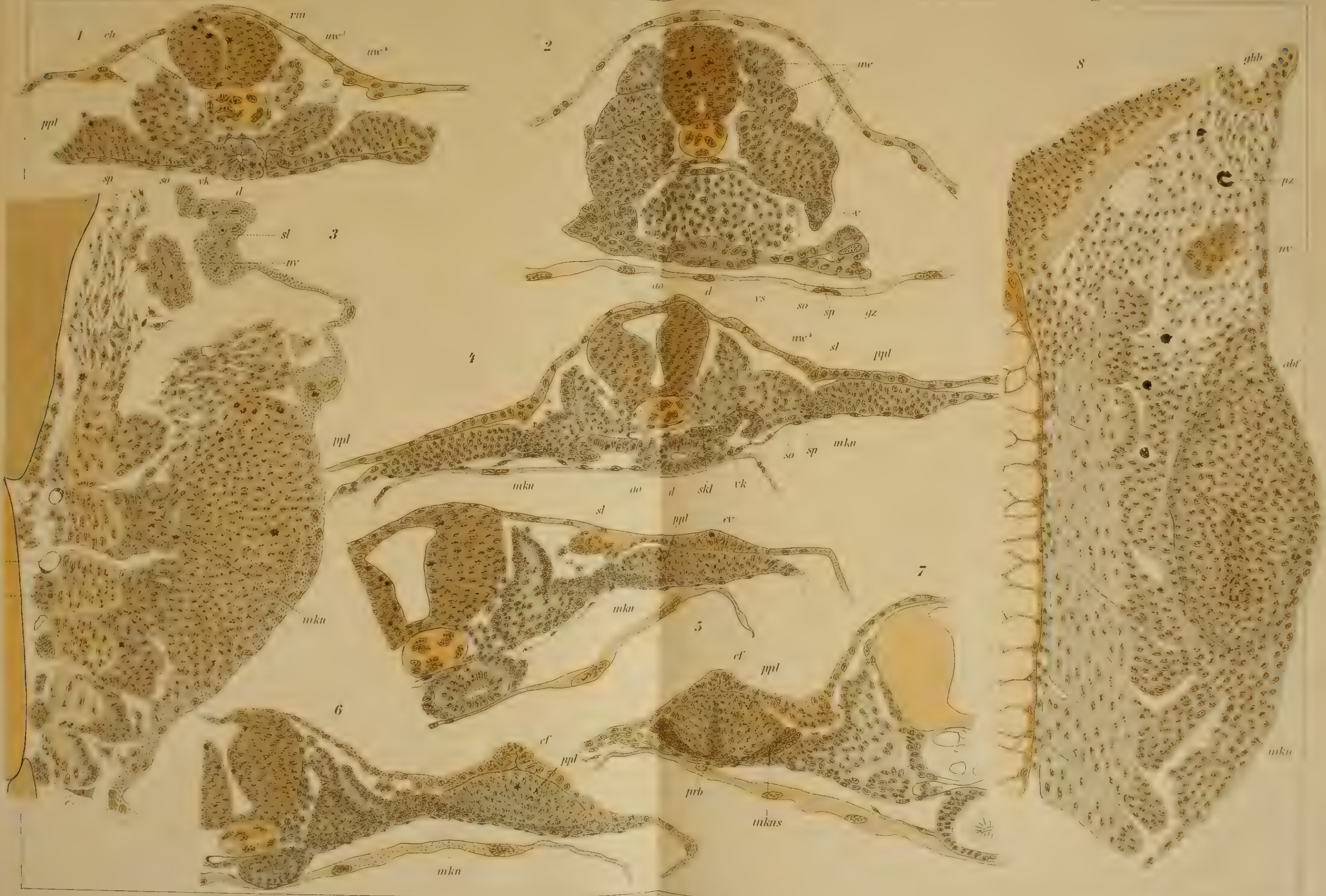
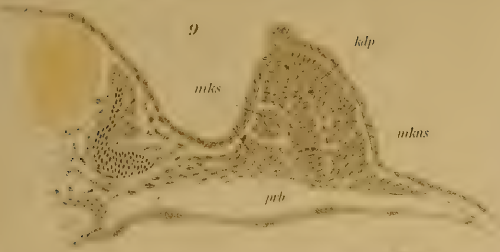


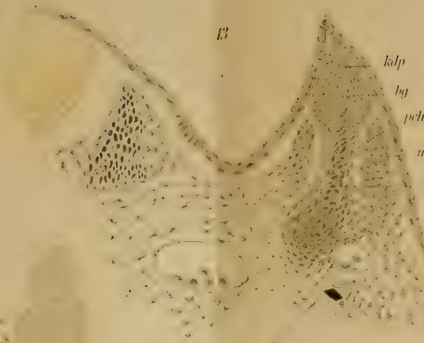
Fig. 38

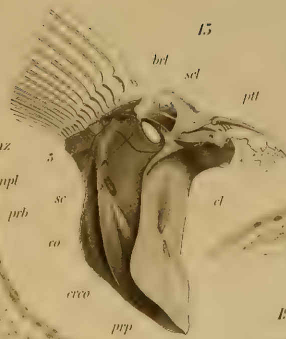


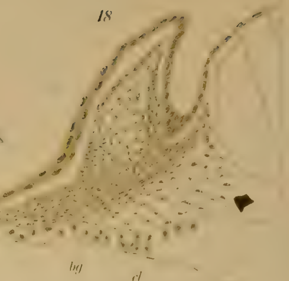
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

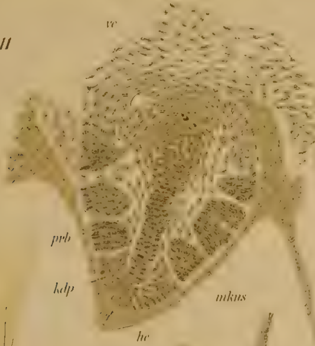

1
ch
rm
uw³
uw⁴
ppl
sp
so
vk
d
2
uw
x
ao
d
vs
so
sp
gz
8
ghb
pz
nv
abf
mkn
3
sl
nv
ppl
bg
skl
mkn
4
uw⁴
sl
ppl
mkn
so
sp
mkn
ao
d
skl
vk
sl
ppl
ev
mkn
5
7
ef
ppl
prb
mkns
6
ef
ppl
mkn

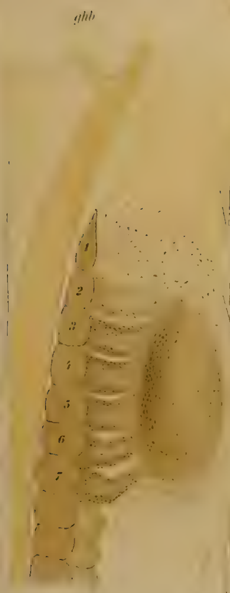
9

kdp
mks
mkns
prb

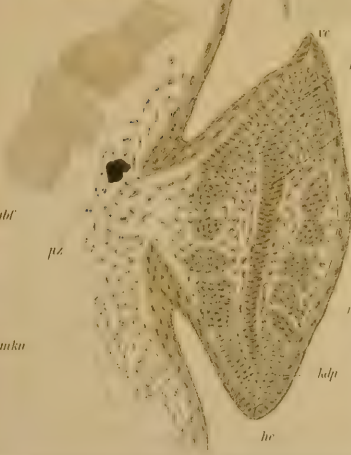
13

kdp
bg
pchz
mpl
prb
bg

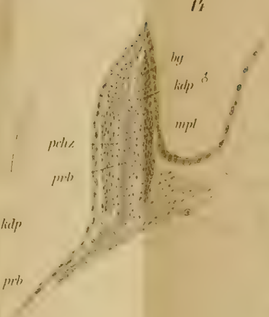
15

brl
scl
ptl
5
sc
co
crco
prp
cl

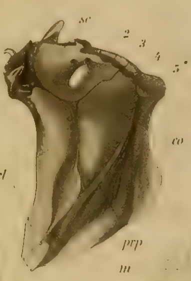
18


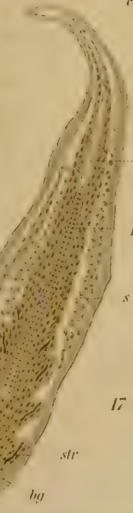
11

vc
prb
kdp
mkns
hc

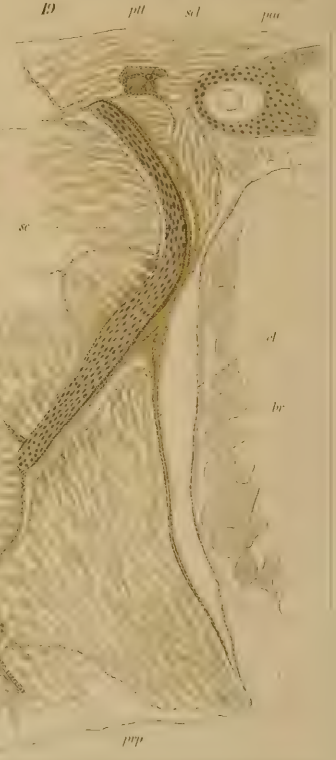
10

glib
1
2
3
4
5
6
7
abf
mkn

12

vc
kdp
prb
pz
pchz
mkns
kdp
hc

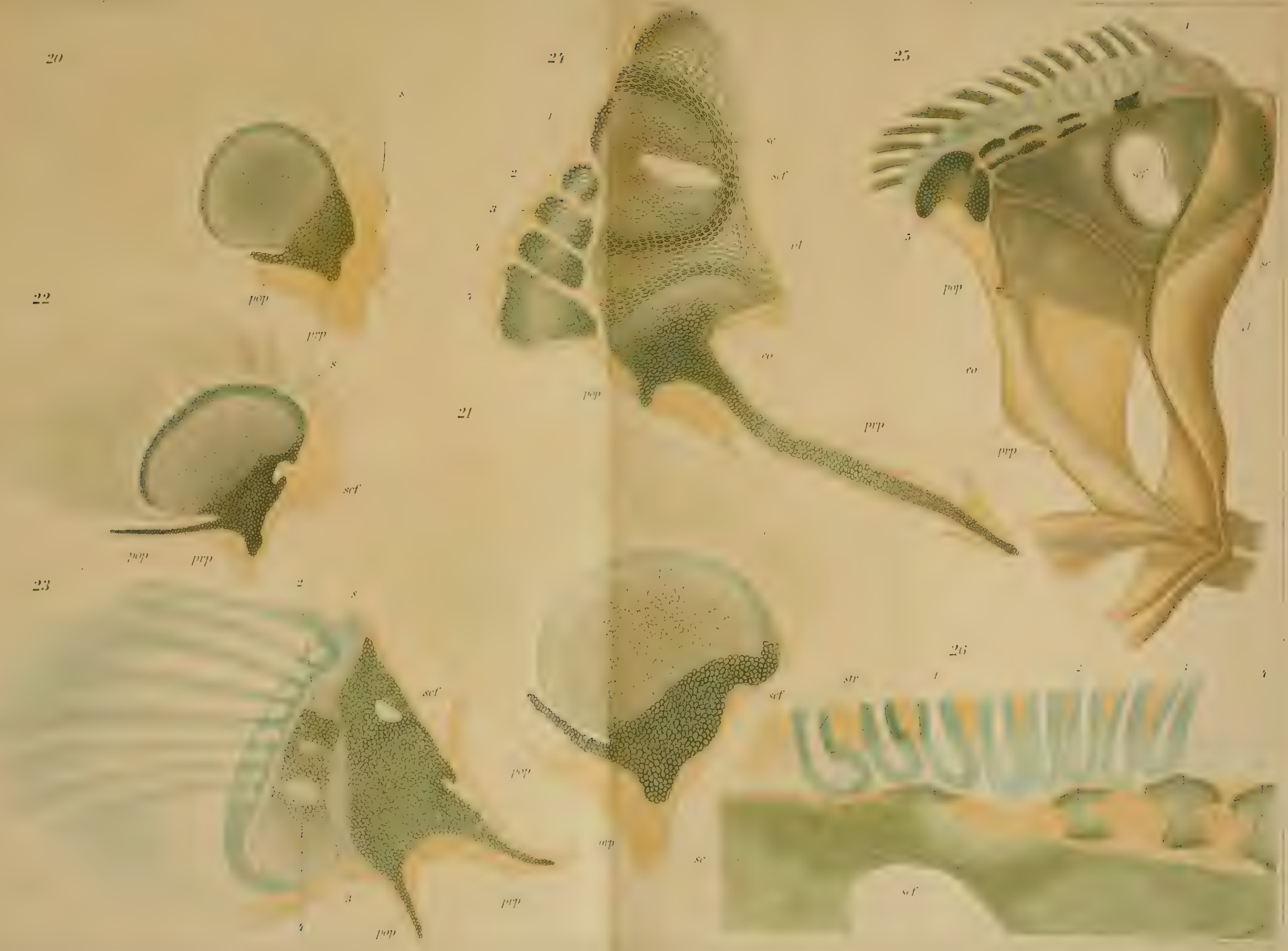
14

bg
5
kdp
mpl
pchz
prb

16

sc
2
3
4
5
clf
co
cl
prp
m

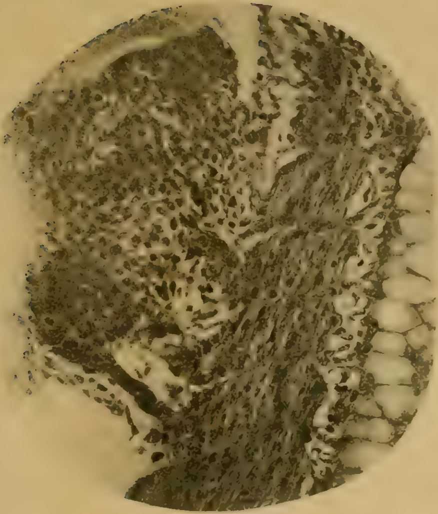
17

bg
prb
s
mudp
muds
mw
str
bg

19

ptl
scl
pm
sc
cl
br
prp

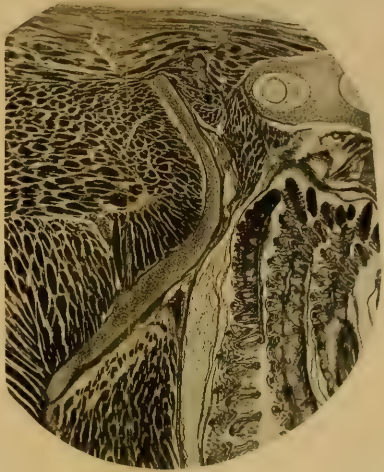
Taf. XXV.


20
s
pop
prp
22
s
scf
pop
prp
23
2
s
scf
prp
3
4
pop
prp
24
1
2
3
4
5
sc
scf
cl
co
pop
prp
21
scf
mp
sc
25
1
scf
5
pop
sc
d
co
prp
26
str
1
2
3
4
scf

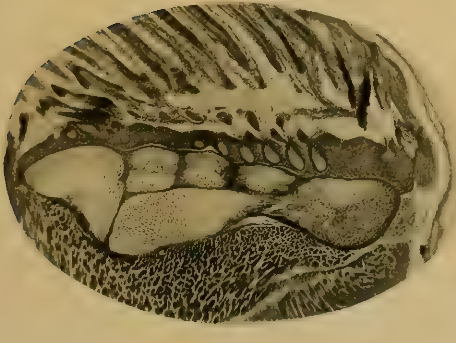
27.



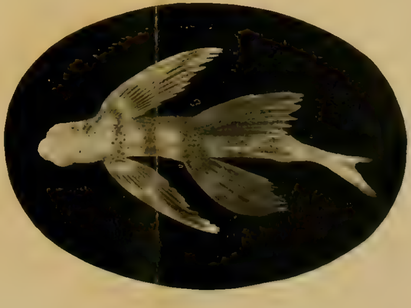
28.



29.

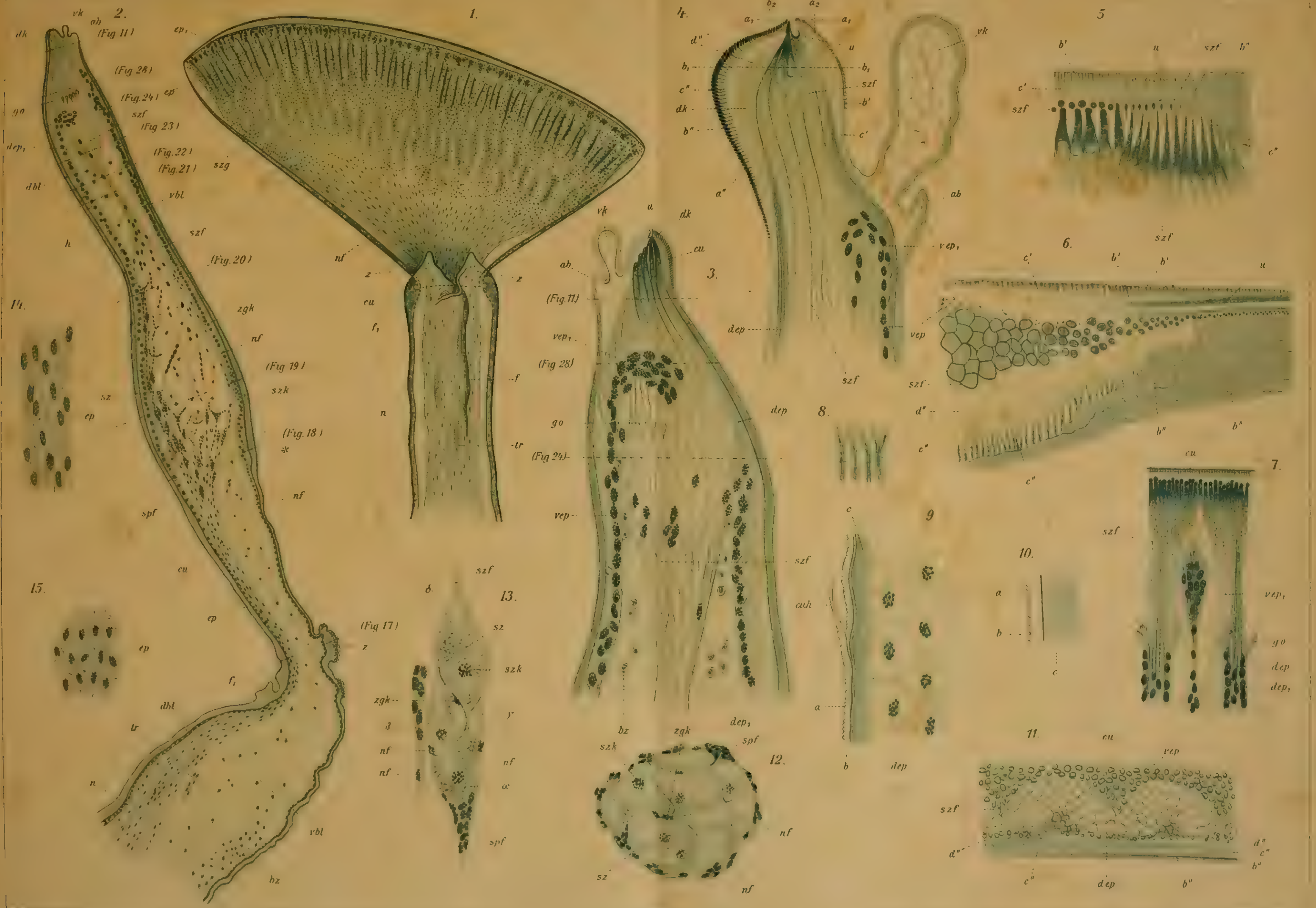


30.



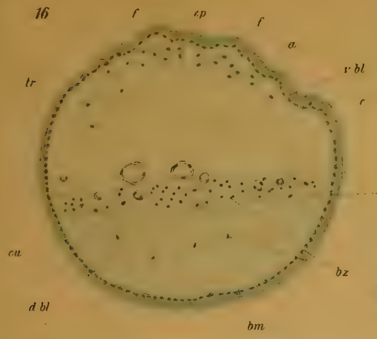
31.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

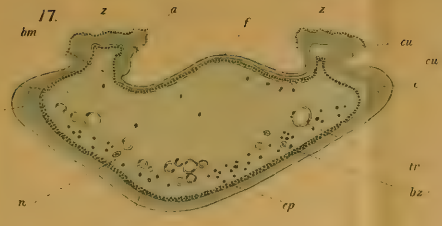

1.
2.
3.
4.
5
6.
7.
8.
9
10.
11.
12.
13.
14.
15.
vk
ab
(Fig 11)
dk
ep1
(Fig 28)
(Fig.24)
ep
szf
(Fig 23)
go
dep1
(Fig.22)
(Fig.21)
szg
dbl
vbl
h
szf
(Fig. 20)
zgk
nf
(Fig 19)
szk
(Fig. 18)
nf
spf
cu
ep
f1
dbl
tr
n
vbl
bz
z
(Fig 17)
nf
z
cu
f1
n
f
tr
z
sz
ep
ep
b2
a2
a1
a1
d''
u
b1
b1
c''
szf
dk
b'
b''
c'
a''
vk
ab
vep1
dep
vep
szf
szf
vk
u
dk
cu
ab.
(Fig.11)
vep1
(Fig 28)
go
(Fig 24)
vep
dep
szf
cuh
bz
zgk
dep1
szk
spf
nf
sz
nf
b'
u
szf
b''
c'
szf
c''
szf
c'
b'
b'
u
d''
c''
b''
b''
c''
cu
szf
vep1
go
dep
dep1
c
a
b
c
a
b
dep
a
b
c
cu
vep
szf
d''
d''
c''
b''
c''
dep
b''
szf
sz
szk
zgk
δ
γ
nf
nf
nf
α
spf

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

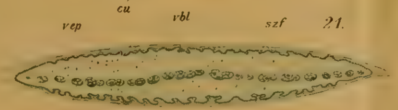
16


f
ep
f
a
vbl
r
tr
n
cu
bz
dbl
bm

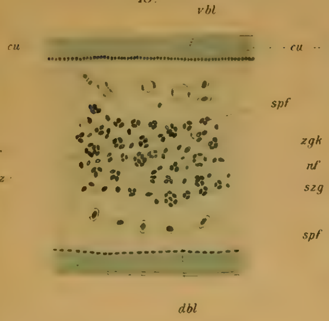
17.


bm
z
a
f
z
cu
c
tr
bz
ep

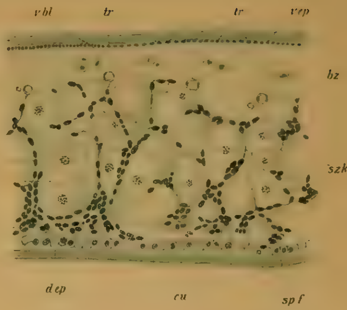
21.


vep
cu
vbl
szf

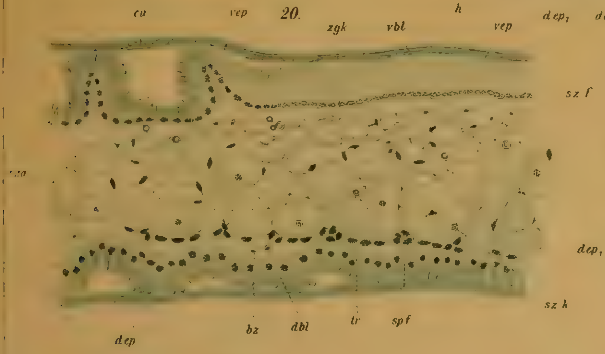
18.


vbl
cu
cu
spf
zgk
nf
szg
spf
dbl

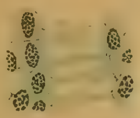
19


vbl
tr
tr
vep
bz
szk
dep
cu
spf

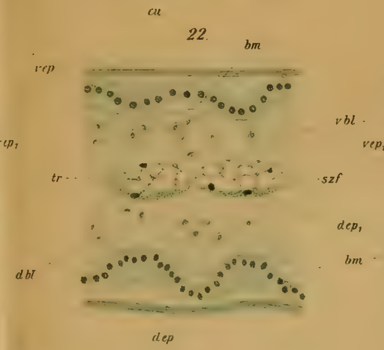
20.


cu
vep
zgk
vbl
h
vep
dep₁
dep
szf
dep₁
szk
dep
bz
dbl
tr
spf

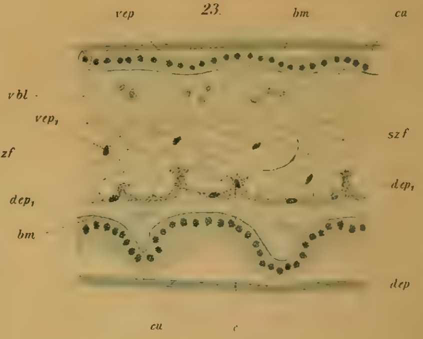
25.



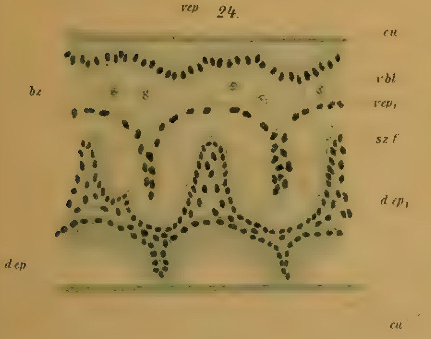
22.


cu
bm
vep
vep₁
tr
szf
dep₁
dbl
dep

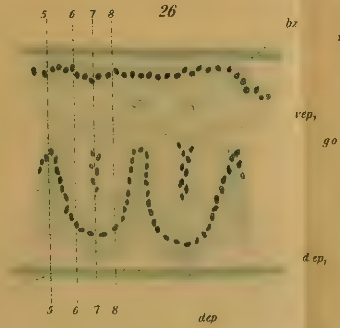
23.


vep
bm
cu
vbl
vep₁
szf
dep₁
bm
dep
cu
c

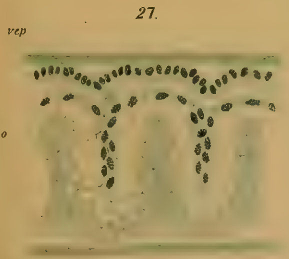
24.


vep
cu
bz
vbl
vep₁
szf
dep₁
dep
cu

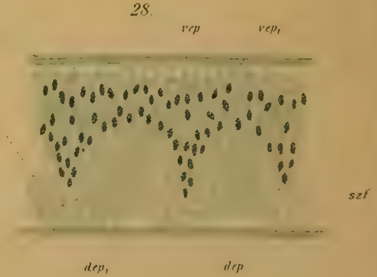
26


5
6
7
8
bz
vep₁
go
dep₁
5
6
7
8
dep

27.

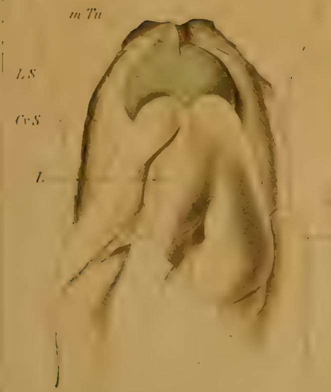

vep
cu
szf
cu

28.

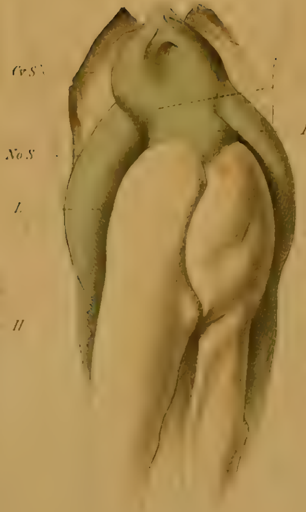

vep
vep₁
szf
dep₁
dep

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

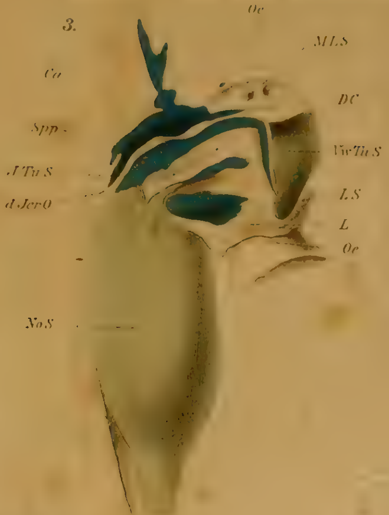
1.


m Tu
L.S
Cv S
L
H

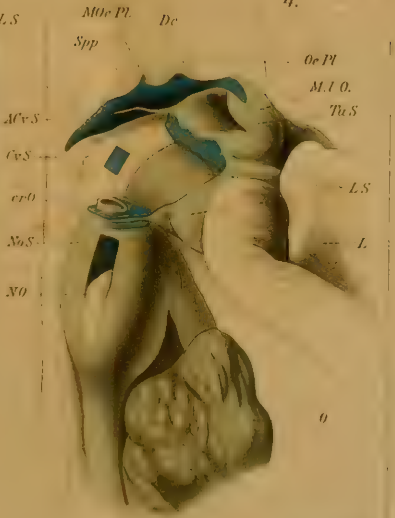
2.


Cv S
No S
L
Tu S
L S

3.


Oe
MLS
Ca
DC
Spp
Ve Tu S
J Tu S
L S
d Jer O
L
Oe
No S

4.


MOe Pl
Dc
Spp
Oe Pl
M.I O.
Tu S
ACv S
Cv S
L S
cr O
L
No S
NO
O

Wilhelm Engelmann

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 01440

1796